

Cydia (Laspeyresia) araucariae:
ein Forstschädling der Araukarie in Brasilien
(Lep., Tortricidae)

Inaugural-Dissertation
zur
Erlangung der Doktorwürde
der
Forstwissenschaftlichen Fakultät
der
Albert-Ludwigs-Universität zu Freiburg i. Br.

vorgelegt von
Dietrich Hoffmann
aus Celle

1978

Cydia (Laspeyresia) araucariae:
ein Forstschädling der Araukarie in Brasilien
(Lep., Tortricidae)

Inaugural-Dissertation
zur
Erlangung der Doktorwürde
der
Forstwissenschaftlichen Fakultät
der
Albert-Ludwigs-Universität zu Freiburg i. Br.



vorgelegt von
Dietrich Hoffmann
aus Celle

Dekan: Prof. Dr. H. J. Braun

Referent: Prof. Dr. J. Schönherr

Korreferent: Prof. Dr. J. P. Vité

Datum der Promotion: 6. 11. 1978



Vorwort.

Die vorliegende Arbeit entstand in den Jahren 1972 und 1973 an der Universität von Paraná in Curitiba, Brasilien, an der ich im Rahmen der Universitätspartnerschaft Freiburg/Curitiba als Projekt-Assistent am Institut für Forstschutz tätig war.

Die Araukarie ist die wirtschaftlich bedeutendste Baumart im südlichen Brasilien. Noch vor wenigen Jahren wurden jährlich etwa 900 000 m³ Araukarienh Holz exportiert, das sind 90 % des Holzexports (HUECK 1966). Rücksichtslose Exploitation und unachtsame Brandrodung vernichteten weite Bestände. Nach MOOS-MAYER (1972) betrug allein der Einschlag das 5fache des Zuwachses. Die heute angestrebte planmäßige Waldbewirtschaftung stellt die Wiederaufforstungen vor eine Reihe von Forstschutzproblemen. Unter diesen spielen die Samenschädlinge der Araukarie eine große Rolle.

Den Herren Prof. Dr. G. SPEIDEL und Prof. Dr. R. LANGE (+) verdanke ich die Gelegenheit für den Aufenthalt in Brasilien. Prof. Dr. J. SCHÖNHERR danke ich für die Übertragung des Themas und Betreuung der Arbeit. Dr. J. H. PEDROSA-MACEDO und seine brasilianischen Kollegen unterstützten mich bei den Freilanduntersuchungen, und ANTONIO ELIAS half bei den Keimversuchen.

Falter und Parasiten wurden durch P. E. S. WHALLEY und K. SATTLER vom Britischen Museum in London, J. H. GUIMARÃES und S. A. VANIN vom Zoologischen Museum der Universität in São Paulo und R. C. MARIONI von der Bundesuniversität in Paraná bestimmt.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41550803_0050

Inhaltsverzeichnis

Vorwort

1.	Einleitung	1
2.	Stand des Wissens über <u>Cydia</u> <u>araucariae</u>	2
3.	Geographische Verbreitung von <u>Cydia_araucariae</u>	7
4.	Morphologie	10
4.1	Das Ei	10
4.2	Die Raupe	10
4.2.1	Zahl der Larvenstadien (Häutungen)	10
4.2.2	Beschreibung der Raupe	11
4.2.3	Die Beborstung (Chaetotaxie)	12
4.3	Die Puppe	16
4.3.1	Farbmerkmale	16
4.3.2	Skulpturmerkmale	16
4.3.3	Gewicht und Länge der Puppen	18
4.4	Der Falter	19
4.4.1	Kopf	20
4.4.2	Thorax	21
4.4.2.1	Das Flügelgeäder	21
4.4.2.2	Beschuppung der Flügel (Flügelzeichnung)	22
4.4.2.3	Die Beine	29
4.4.2.3.1	Beine der Männchen	29
4.4.2.3.2	Beine der Weibchen	31
4.4.3	Abdomen	32
4.4.3.1	Der männliche Kopulationsapparat	33
4.4.3.2	Der weibliche Kopulationsapparat	34
5.	Lebensweise von <u>Cydia_araucariae</u>	36
5.1	Eientwicklung	37

5.2	Biologie der Raupe	38
5.3	Biologie der Puppe	44
5.4	Biologie des Falters	45
5.4.1	Schlüpfen	46
5.4.2	Aktivitätsrhythmus	47
5.4.3	Werbeverhalten und Kopulation	48
5.4.3.1	Verfolgen	48
5.4.3.2	Treiben	49
5.4.3.3	Schwirren	49
5.4.3.4	Kopulation	49
5.4.4	Ort und Dauer der Kopulation	50
5.4.5	Häufigkeit der Kopulationen	50
5.4.6	Eiablage	51
5.4.7	Lebensdauer, Nahrungsaufnahme und Tod	52
5.4.8	Bewegungsverhalten des Falters	54
5.4.8.1	Verhalten gegenüber Licht	54
5.4.8.2	Verhalten gegenüber Wind	56
6.	Befall und Schaden	59
6.1	Fraß an generativen Pflanzenorganen	59
6.1.1	Fraß an weiblichen Blüten- und Fruchtständen	61
6.1.1.1	Fraß an weiblichen Blütenanlagen	61
6.1.1.2	Fraß an unreifen Zapfen	63
6.1.1.3	Fraß an 18monatigen und älteren Zapfen (reife Zapfen)	67
6.1.1.4	Fraß im einzelnen reifen Samen nach Auflösung des Zapfenkomplexes	70
6.1.2	Fraß an männlichen Blütenständen (Strobili)	71
6.2	Fraß an vegetativen Pflanzenorganen	72
6.2.1	Fraß an Nadeln	72
6.2.2	Fraß in der Sproßachse	73
6.2.3	Fraß in den Knospen	73
7.	Entwicklungsdauer und Zahl der Generationen	75

8.	Populationsdynamische Faktoren	83
8.1	Abiotische Umweltfaktoren	83
8.1.1	Temperatur	83
8.1.2	Feuchtigkeit	84
8.2	Biotische Umweltfaktoren	87
8.2.1	Beschaffenheit der Wirtspflanze (Wirt-Parasit-Beziehung)	87
8.2.2	Parasiten	89
8.2.3	Prädatoren	90
8.2.4	Interspezifische Konkurrenz	91
8.2.5	Intraspezifische Konkurrenz (Folgen hoher Besatzdichte)	93
9.	Maßnahmen zum Schutz des Saatgutes	96
9.1	Kontrollmethoden	96
9.2	Präventivmaßnahmen	97
9.2.1	Biologische Maßnahmen	97
9.2.1.1	Förderung einheimischer Entomophagen	97
9.2.1.2	Verwendung exotischer Entomophagen	98
9.2.1.3	Verwendung insektenpathogener Pilze	99
9.2.2	Chemische Maßnahmen	100
9.3	Saatgutbehandlung	103
9.3.1	Ausleseverfahren	104
9.3.1.1	Schwimmprobe	104
9.3.1.2	Behandlung mit Vibration (Schüttel- versuche)	105
9.3.1.3	Optische Auslese	107
9.3.2	Abtötung der Raupen und Puppen in den Samen	107
9.3.2.1	Begiftung mit Methylbromid und Schwefelkohlenstoff	107
9.3.2.2	Versuch mit Temperaturschock	110
10.	Zusammenfassung	112
11.	Literaturverzeichnis	120
12.	Tabellen und Abbildungen	124

1. Einleitung

Die Samen der Araukarie, Araucaria angustifolia (Bertol.) O. Kuntze, sind seit jeher bei der einheimischen Bevölkerung als fett- und eiweißreiche Nahrung beliebt (HUECK 1966) und werden auch zur Schweinemast verwandt (MATTOS 1972). Ein großer Teil der Samen wird jedoch durch tierische und pflanzliche Schädlinge vernichtet. Einer der bedeutendsten Schädlinge der Araukariensamen ist der zu den Wicklern gehörende Kleinschmetterling Cydia (Laspeyresia) araucariae Pastrana (Lepidoptera, Tortricidae). Die Raupe dieses Schädlings zerstört reife Samen, unreife Zapfen sowie Sproß- und Blütenanlagen. Der tatsächliche Schaden durch Cydia araucariae ist daher viel größer als dem Befallsprozent von geernteten Samen entspricht. Denn bei der Samenernte sind lediglich die befallenen reifen Samen als Verlust erkennbar, während die vielen vernichteten unreifen Zapfen, Blütenanlagen und Triebe bei dieser Gelegenheit nicht erfasst werden.

Mit dem Bedarf an hochwertigem Saatgut für die Aufforstungen steigt auch das Interesse an diesem Schädling. Um die Bereitstellung einwandfreien Saatgutes der Araukarie in Zukunft in ausreichender Menge zu sichern, ist es erforderlich, sowohl in anerkannten Saatgutbeständen die Samenproduktion, als auch die Saatgutgewinnung in Samenklengen einer wirksamen Schädlingskontrolle zu unterziehen. Obwohl bestandesgefährdende Massenvermehrungen des Schädlings noch nicht bekannt geworden sind, muß beim Umfang der Wiederaufforstungen mit der Araukarie mit einer katastrophartigen Zunahme des Schädlings gerechnet werden, die Gegenmaßnahmen notwendig macht. An einer genauen Kenntnis der Biologie des Schädlings und seiner ökologischen Beziehungen fehlte es noch.

2. Stand des Wissens über Cydia araucariae

Die erste Mitteilung über eine die Samen der Araukarie zerstörende Kleinschmetterlingsraupe stammt von KOSCINSKI aus dem Jahre 1934. Seiner Meinung nach lege das Weibchen des Schmetterlings während der winterlichen Flugphase seine Eier unmittelbar in die weiblichen Blütenanlagen der Araukarie. Die Eier verblieben während der gesamten Entwicklungsdauer der Samen im wachsenden Samenembryo, ohne sich selbst zu entwickeln. Erst nach Reifung des Zapfens und Herabfallen der Samen auf den Boden würde die kleine Raupe schlüpfen und sich vom Samenembryo und Endosperm ernähren. Bei Verpuppungsreife lege die Raupe ein Ausbohrloch an, um sich dann in oder außerhalb des Samens zu verpuppen. Das Puppenstadium dauere 3 bis 4 Monate. KOSCINSKI ordnet die noch nicht bekannte Art der Gattung Grapholita zu. Um den Erfolg einer Aussaat der Araukarie zu sichern, empfiehlt KOSCINSKI, innerhalb von 60 Tagen nach der Samenernte die befallenen Samen auszulesen.

Im Jahre 1950 beschreibt PASTRANA den Kleinschmetterling und gibt der Art den Namen Laspeyresia araucariae.

Unabhängig davon erscheint im selben Jahr eine Arbeit von CARVALHO mit Ergebnissen erster Untersuchungen über einige für die Araukarie bedeutende Tiere. CARVALHO hält die Kleinschmetterlingsraupe für den bedeutendsten Schädling an der Araukarie und ordnet ihn der Gattung Laspeyresia zu. Die Eiablage hat CARVALHO nicht beobachtet, er vermutet aber, daß sie kurz vor der Samenreife erfolge, denn zu dieser Zeit ermöglichen es die bei der Zapfenreife entstehenden Spalten und Zwischenräume den frisch geschlüpften Räumchen, in den Zapfen einzudringen und bis zur Verwachsungsstelle der Samen mit der Zapfenspindel (im folgenden "Insertion" genannt) vorzudringen. Die Larve messe in diesem Stadium 2 mm Länge und 0,5 mm Breite und habe einen weißen Körper

mit einem schwarzen breiten Kopf. An der Insertion dringe die Raupe in den Samen ein. Dabei bilde sie einen Gang in dem Karpell und durchbohre senkrecht das häutige Integument sowie das Endosperm bis zum Embryo. Gelegentlich werde ein reifer Samen von mehr als einer Raupe auf diese Weise befallen. Jede Raupe lege ihren eigenen Gang an. Die Larvalentwicklung werde im Samen abgeschlossen, der dabei völlig zerstört werde. Zur Verpuppung lege die Raupe ein Ausbohrloch meist am peripheren Teil des Samens an. Die Verpuppung erfolge im Innern oder außerhalb des Samens. Das Ausbohrloch habe 2 mm im Durchmesser. Das Alter der verpuppungsbereiten Raupe betrage 30 bis 35 Tage. Die Raupe sei dann 12 bis 15 mm lang und 3 mm dick. Wenn der Samen sich von der Zapfenspindel löst, sei der Embryo meist schon befallen. In kleinen, besonders in sterilen Samen gehe die Raupe infolge Nahrungsmangels zugrunde.

Die Verpuppung erfolge in einem weißen, sackförmigen Gespinst von 11 mm Länge und 4 mm Durchmesser. Die Puppendauer betrage im Winter in Tres Barras (Santa Catarina) 28 bis 39 Tage (die in seiner Tabelle auf Seite 210 angegebene Puppendauer von 2 bis 60 Tagen muß ein Druckfehler sein).

Über die Embryoentwicklung fehlen CARVALHO Beobachtungen. Deshalb kann er die Entwicklungsdauer der Eier nur erraten. Er schätzt die Gesamtentwicklungsdauer der Wintergeneration für Tres Barras auf 90 Tage und hält daher 4 bis 6 Generationen im Jahr für möglich, von denen sich wahrscheinlich 2 an Araukarie und die übrigen 2 bis 4 Generationen an Begleitpflanzen entwickeln würden. Gelegentlich scheine die Raupe auch junge Araukarien zu befallen. CARVALHO beobachtete eine Raupe nahe bei einem Terminaltrieb, dessen Rinde sie bereits zerstört hatte. Ein anderes Mal sah er eine weit entwickelte Raupe in einer Zapfenspindel, in die sie durch die Zweigachse unter der Zapfenbasis eingebracht war.

In einer 1952 erschienenen Arbeit stellt COSTA LIMA die Laspeyresia cassiana vergleichend der Laspeyresia araucariae gegenüber.

ZAJCIW verweist in seinen 1962 veröffentlichten Beobachtungen an verschiedenen Araukarien-Standorten auf die Ausführungen von CARVALHO, ohne selbst etwas Neues hinzuzufügen. Er vermutet, daß noch zwei weitere Arten dieser Familie (er nannte sie Grapholitidae, was nach den international festgelegten Regeln der zoologischen Nomenklatur heute nicht mehr korrekt ist; es handelt sich um die Familie der Tortricidae) die Araukarie schädigen. Die Larve der einen Art entwickle sich im zentralen Terminaltrieb. Das Befressen der äußeren Gewebeschichten der Achse lasse eine Galle entstehen, die mit Harz getränkt und apfelgroß sei. Oberhalb der Galle sterbe der Terminaltrieb ab, werde trocken und gelb. Einer der Seitentriebe richte sich später auf und träte an die Stelle des Terminaltriebes. ZAJCIW traf diesen Schädling nicht an allen Araukarienstandorten an. Statt dessen beobachtete er dort eine andere Art, deren Larven sich nach seiner Ansicht im Stamm unterhalb des obersten Astquirls, in den Seitenästen, an der Spitze oder 10 bis 15 cm unter dieser entwickelten. Dadurch entstünden Gallen, die viel kleiner seien und weniger Harz enthielten, als die der ersten Art. Der Terminaltrieb und die Astspitzen wüchsen weiter. An den Befallstellen träten Büschel trockener und gelber Nadeln auf. Die in den Gallen neben Puppen angetroffenen grünen Larven besäßen eine schwarze Kopfkapsel.

MATTOS (1972) wiederholt im wesentlichen die Ausführungen von CARVALHO. Er gibt dem Schädling den Namen Grapholita araucariae Pereira. Diese Art befresse auch die Knospen der Araukarie. Zur Niederhaltung der Schädlingspopulation fordert er, nach einem Mastjahr mit Insektiziden aus Flugzeugen zu bestäuben.

GRODZKY (1972) begiftete die Samen der Araukarie zur Abtötung der Raupe von Laspeyresia araucariae unter Verwendung von Methylbromid und Schwefelkohlenstoff. Wie sich die Behandlung auf die Keimfähigkeit des Samens oder auf die Schädlinge auswirkt, darauf ging GRODZKY nicht ein. Er fand aber, daß - im ganzen gesehen - das Keimprozent der auf diese Weise behandelten Samen größer als das der unbehandelten war.

Die von PASTRANA gegebene Beschreibung der Schädling-imagines deckt sich weitgehend mit den im folgenden dargestellten Ergebnissen meiner eigenen Untersuchungen. Dagegen sind die Angaben von KOSCINSKI, ZAJCIW, CARVALHO und MATTOS über die Lebensweise des Schädlings zum Teil unklar oder widersprüchlich und stimmen in vielem nicht mit meinen Feststellungen überein.

Nach Auffassung von SATTLER¹⁾ (British Museum London) gehört die hier beschriebene Wicklerart entgegen der Determination von PASTRANA zur Gattung Cydia. Der Gattungsname Laspeyresia Hübner ist nach SATTLER bereits präokkupiert und kann bei den Tortricidae nicht mehr gebraucht werden. Aus diesem Grunde wird im folgenden der Name Cydia araucariae verwendet.

Unter den aus den Zuchten erhaltenen Faltern wurden immer wieder Exemplare angetroffen, deren Flügelmuster (vergl. Kap. 4.4.2.2) dem der Cydia araucariae zwar ähnlich war, bei genauer Betrachtung jedoch bestimmte regelmäßige Abweichungen erkennen ließ. Das gab zu der Vermutung Anlaß, daß es sich hier um v e r - s c h i e d e n e Arten handeln müsse. Die Untersuchung der Falter ergab, daß sich unter den aus Araukarienzapfen, -zweigen und -blüten aufgezogenen Kleinschmetterlingen neben Cydia araucariae wenigstens noch z w e i weitere, bisher nicht bekannte Arten befinden,

¹⁾ briefliche Mitteilung (vom 24. 12. 1974)

die aufgrund ihrer Ähnlichkeit mit Cydia araucariae nahe verwandt sind.

SATTLER untersuchte mehrere solcher ihm zur Bestimmung eingesandten Kleinschmetterlinge und bestätigte meine Vermutung. Dabei handelt es sich nach SATTLER¹⁾ um zwei noch nicht beschriebene Arten der Gattung Cydia.

Die drei Cydia-Arten sind miteinander vergesellschaftet, ihre Lebensweise weist große Ähnlichkeit auf. Auf die Unterschiede wird im einzelnen in der Arbeit eingegangen.

Bis zur endgültigen Bestimmung und Namensgebung bezeichne ich die beiden noch nicht beschriebenen Arten als "Cydia II" und "Cydia III" (kurz C. II und C. III).

¹⁾briefliche Mitteilung (vom 17. 5. 1974)

3. Geographische Verbreitung von Cydia araucariae

Die Falter, die der Erstbeschreibung von Cydia araucariae durch PASTRANA (1950) zugrunde liegen, stammten aus der Provinz Misiones/Argentinien. Dort hatten die Raupen dieses Kleinschmetterlings schwere Schäden an Samen von Araucaria angustifolia verursacht.

Es besteht m. E. kein Zweifel, daß es sich auch in den Berichten von KOSCINSKI (1934), CARVALHO (1950) und ZAJCIW (1962) um dieselbe Art (Cydia araucariae) handelt, da Teile der Befallsbeschreibungen mit meinen eigenen Beobachtungen übereinstimmen. CARVALHO und ZAJCIW trafen diesen Samenschädling in allen forstlichen Versuchsstationen mit Araukarienaufforstungen des ehemaligen Nationalen Instituts für Araukarie in Südbrasilien (Parques Florestais do Instituto Nacional do Pinho).

Meine eigenen Untersuchungen an Samenproben verschiedener Herkünfte des brasilianischen Verbreitungsgebietes der Araukarie ergaben ausschließlich Befall durch Cydia araucariae. Damit wird die Art in 6 brasilianischen Bundesstaaten für folgende Orte nachgewiesen:

Bundesstaat	Orte
Rio Grande do Sul	Santa Maria Passo Fundo Erechim Vacaria
Santa Catarina	Tres Barras São Joaquim Chapeco Lauro Müller Caçador Lajes
Paraná	Curitiba São João de Triunfo Bocaiuva do Sul Campo Mourão Monte Alegre Colombo

Bundesstaat	Orte
Paraná	Irati (Parque Nacional) Barracão Quedas do Iguaçu Rio Negro Piraquara Mandirituba Quitandinha Areia Branca
São Paulo	Campos do Jordão Itapeva Vargem Grande do Sul Capão Bonito
Rio de Janeiro	Itatiaia (Parque Nacional)
Minas Gerais	Camanducaia

Abb. 1 gibt die Verbreitungskarte von Araucaria angustifolia nach HUECK und SEIBERT (1972) wieder. In ihr sind die von mir festgestellten Fundorte (vergl. vorstehende Übersicht) sowie die aus dem Schrifttum bekannten Fundorte eingezeichnet.

Cydia araucariae wurde in der Natur bisher ausschließlich an Araucaria angustifolia gefunden. Die Art ist demnach streng monophag. Das Vorkommen des Schädling ist folglich nur innerhalb des Araukarienareals zu erwarten. Die Häufigkeit und die räumliche Verteilung der Fundorte, sowie die Regelmäßigkeit, mit der die Raupen an allen Samenproben angetroffen wurden, erlauben den Schluß, daß Cydia araucariae das gesamte Verbreitungsgebiet der Araukarie besiedelt.

Die künstliche Zucht von Cydia araucariae im Labor gelang ohne erkennbare Störung auch mit Hilfe araukarien-fremder Nahrung: Sowohl an frischen Knospen von Pinus patula, als auch an Soja-Bohnen (bei künstlich geöffneter Schote) entwickelten sich gesunde Falter aus L1-Raupen. COSTA LIMA (1952) untersuchte die Genitalorgane zweier Exemplare von Laspeyresia araucariae, die sich an einer Capicum-Art (Pfeffer) entwickelt hatten. Theoretisch ist somit nicht auszuschließen, daß Cydia araucariae

sich oligophag ernähren und dabei das Araukarienverbreitungsgebiet verlassen kann.

Das Araukarienareal umfaßt hauptsächlich die höheren Teile des südbrasilianischen Berglandes, dessen Klima durch hohe Niederschläge und gemäßigte Temperaturen bestimmt wird. Im Süden liegt die untere Grenze natürlicher Araukarienwälder bei einer Höhenlage von 500 bis 600 m (HUECK 1966). Während Curitiba (910 m ü. NN) selbst im Verbreitungsgebiet der Araukarie liegt, entsprach das Laborklima in Curitiba (vergl. Kap. 5) etwa dem Freilandklima von Paranagua, einem Ort gleicher geographischer Breite, jedoch auf Meereshöhe, wo keine Araukarien natürlich vorkommen. Trotzdem machte die künstliche Aufzucht des Schädlings im Laborklima keine Schwierigkeiten. Cydia araucariae scheint folglich wärmeres und feuchteres Klima zu tolerieren als ihre Wirtspflanze, die Araukarie.

4. Morphologie

4.1 Das Ei

Das Ei ist oval und hat eine flache Form (Abb. 2a und b). Es ist 0,7 mm lang, 0,5 mm breit und etwa 0,2 mm hoch. Die transparente, farblose Eihülle trägt feine, warzige Skulpturen (Columellen). Das Ei ist mit einer feuchten Kittsubstanz überzogen, die kurz nach der Eiablage das Licht glitzernd reflektiert und mit der es sicher an Araukariennadeln haftet. Nach dem Festkitten auf ihrer Unterlage haben die Eier eine abgeplattete Unterseite. Durch die Eihülle schimmert das orangefarbene Ooplasma hindurch; frische Eier sehen deshalb orange aus (s. auch Kap. 5.1).

4.2 Die Raupe

4.2.1 Zahl der Larvenstadien (Häutungen)

Normalerweise läßt sich durch eine kontinuierliche Beobachtung einzelner Raupen und ihrer Häutungen die Zahl der Larvenstadien feststellen. Dies ist bei Cydia araucariae jedoch infolge der verborgenen Lebensweise der Raupen im Innern der Samen oder anderer Pflanzenteile (vergl. Kap. 5.2) kaum möglich. Deshalb wird versucht, durch Messung der Breite der Kopfkapseln, die Zahl der Entwicklungsstadien zu bestimmen.

Zur Ermittlung der Werte wurden die Raupen in Wasser aufgekocht, in 70 %igen Alkohol gesammelt und unter dem Binokular bei 20facher Vergrößerung mit Hilfe eines Okulargitters und eines Objektmikrometers gemessen. Die Genauigkeit der Ablesung betrug $\pm 0,025$ mm.

Die Messung von 570 Kopfkapseln an Raupen sämtlicher Entwicklungsstadien ergab die in Abb. 5 dargestellte Häufigkeitsverteilung, für die alle Werte in einem Intervall von 0,05 mm zu je einer Klasse zusammengefaßt wurden. Zwischen der kleinsten (0,22 mm) und der

größten (1,97 mm) gemessenen Kopfkapsel zeigt die Verteilungsgraphik vier Häufigkeitsgipfel, die auf vier Larvenstadien hindeuten: 1. Larvenstadium (L1, Eiraupe) 0,22 - 0,32 mm; 2. Larvenstadium (L2) 0,38 - 0,93 mm; 3. Larvenstadium (L3) 0,93 - 1,33 mm; 4. Larvenstadium (L4) 1,33 - 1,97 mm. Dazwischen liegen drei Häutungen, die vierte Häutung ist die Verpuppung. Das erste und vierte Larvenstadium zeichnet sich klar ab. Beim zweiten und dritten Stadium gibt es Überschneidungen der Kopfkapselbreiten im Bereich um 0,8 mm. Das ist vielleicht darauf zurückzuführen, daß sich unter dem der Untersuchung zugrunde liegenden Raupenmaterial möglicherweise einige Raupen der beiden anderen Cydia-Arten befunden haben. Eine Trennung der Arten war infolge der großen Ähnlichkeit der Larven bis jetzt nicht möglich.

Auffallend ist die geringe Streubreite von nur 0,10 mm im 1. Stadium gegenüber 0,40 bis 0,64 mm in den anderen Stadien. Nach DYAR (1890) sollen zwar die aus den Kopfkapselbreiten zweier aufeinander folgenden Stadien einer Art gebildeten Quotienten etwa konstant sein. Dies wird, wie die Tab. 1 zeigt, für Cydia araucariae nicht bestätigt. Hier können sich nach SCHRÖDER (1966) unterschiedliche Nahrungs- und Umweltbedingungen ausgewirkt haben.

4.2.2 Beschreibung der Raupe

Die Haut der Raupen hat in allen Stadien eine epicuticuläre Skulptur aus zahlreichen dicht beieinanderliegenden Wärzchen mit kurzen Dornen, die auf der Dorsalseite dichter und etwas größer sind als ventral und lateral. Die intersegmentalen Bereiche und die Warzen (Borstenflecken) sind frei von dieser Skulptur.

Die junge Eiraupe (L1) hat einen durchsichtigen, zarten Körper und ist etwa 1,2 mm lang. Unmittelbar nach dem Schlüfen schimmert rötlicher Darminhalt durch den Raupenkörper hindurch. Kopfkapsel und Nackenschild sind dunkelbraun bis schwarz pigmentiert. Sie sind deutlich auseinandergerückt, so daß ein Zwischenraum als heller Streifen zwischen Kopf und Nackenschild sichtbar wird.

Die Raupe des 2. Stadiums (L2) ist je nach Alter und Entwicklungsstand 3 bis 5 mm lang. Die Färbung der Raupe ist vom Nährmedium abhängig: bei Fraß im weißen Endosperm eines reifen Samens hat ihr Körper eine milchig-weiße Farbe, bei Fraß an Samenschalen oder Nadeln dagegen eine schmutzig-graue oder grünliche Färbung. Kopfkapsel und Nackenschild schließen jetzt lückenlos aneinander an, ohne sich jedoch zu überlappen, und tragen meist noch das dunkle Pigment der L1-Raupe.

Die L3-Raupe ist 7 bis 11 mm lang, Kopfkapsel und Nackenschild tragen dunkelbraune Pigmentierung, der Nackenschild ist leicht über die Kopfkapsel geschoben. Für die Körperfarbe gilt das gleiche wie bei der L2-Raupe.

Die Länge der L4-Raupe beträgt je nach Entwicklungsstand 16 bis 19 mm. Kopfkapsel und Nackenschild sind braun. Der Nackenschild ist stets zu einem Teil über die Kopfkapsel geschoben. Die Körperfarbe ist hellgrau, gelegentlich elfenbeinfarben.

4.2.3 Die Beborstung (Chaetotaxie)

Der Körper der Raupen ist mit zahlreichen cuticulären Borsten besetzt, die von der Epidermis ausgehen und an der Basis von hellgraubraun pigmentierten Borstenflecken, auch Warzen genannt, umgeben sind. Die Zahl und Anordnung der Borsten ist von hohem taxonomischen Wert.

Für die Untersuchung der Beborstung wurden die Raupen in 10 %iger Kalilauge mazeriert.

Die Chaetotaxie von Cydia araucariae stimmt, wie die Untersuchungen ergaben, mit den Merkmalen für die Tribus Laspeyresini überein, die SWATSCHEK (1958) in seiner Larvalsystematik für palaearktische Wickler zusammengestellt hat.

Bei der Bezeichnung der Borsten folge ich der Nomenklatur von GERASIMOV (1952):

Borste	I	subdorsalis anterior
Borste	II	subdorsalis posterior
Borste	III	suprastigmalis
Borste	IIIa	prostigmalis
Borste	IV	poststigmalis
Borste	IVa	poststigmalis spuria
Borste	V	substigmalis
Borste	VI	supraventralis
Borste	VIa	supraventralis accessoria
Borste	VIIa	extrapodalis
Borste	VIIb	extrapodalis
Borste	VIIc	extrapodalis
Borste	VIIId	extrapodalis
Borste	VIIe	extrapodalis
Borste	VIII	intrapodalis
Borste	IXa	praemarginalis
Borste	IXb	praemarginalis
Borste	Xa	praedorsalis
Borste	Xb	praedorsalis

Die Beborstung der L4-Raupe zeigt Abb. 6. Im einzelnen weist die Raupe von Cydia araucariae folgende wichtigen chaetotaktischen Merkmale auf:

Prothorax

Am Nackenschild befinden sich die Borsten I, II, III, IIIa, IX und X, darunter vor dem Stigma der Praestigmalschild mit drei Borsten, ein typisches Merkmal aller Tortricidae (SWATSCHEK 1958). Borste IV liegt mitten zwischen V und VI (Olethreutinae), dabei bleibt Borste IV ein wenig unter der Linie V und VI. Die Borsten VIIc und VIId fehlen. Borste VIII steht nahe an der Coxa, aber nicht auf ihr.

Mesothorax (gleiche Beborstung wie am Metathorax)

Die Borsten I und II sowie IV und V befinden sich jeweils auf einer gemeinsamen Warze, I dorsocaudal zu II, ebenso IV dorsocaudal zu V. Borste IIIa steht dorsocaudal zu III. Die Borste VI steht dorsocaudal zu IV und V. Die Gruppe VII besteht hier nur noch aus der Borste VIIa. Borste VIII steht nahe der Coxa, aber nicht auf ihr.

Abdomen

1. bis 7. Segment: Borste I und II stehen auf getrennten Warzen, I steht dorsocranial von II. Die Gruppe III liegt dorsal vom Stigma, V steht dorsocranial von IV auf einer gemeinsamen Warze. Borste IV ist etwa doppelt so lang wie V. Borste VI steht ventrocaudal von IV und V.

Zusätzlich gilt für das

1. bis 6. Segment: Die Gruppe VII besteht hier noch aus drei Borsten (a, b und c), die sich auf einer gemeinsamen Warze befinden.
8. Segment: Beborstung wie für das 1. bis 7. Segment beschrieben, jedoch: Die Borsten I und II haben gleichen Abstand von der Dorsalmedianen. Die Gruppe III liegt cranial bis ventrocranial vom

Stigma, welches größer als im 7. Segment ist.

Zusätzlich gilt für das

7. und 8. Segment: Die Gruppe VII besteht hier nur noch aus zwei Borsten (a und b) auf einer gemeinsamen Warze. Das Stigma des 7. Segments ist größer als im 1. bis 6. Segment.

9. Segment (Überleitung zum Analsegment):

Die Borste II ist nach oben gerückt und steht somit näher an der Dorsalmedianen als Borste I. Die beidseitigen Borsten II stehen auf einer gemeinsamen Warze. Auch Borste I und III stehen auf einer gemeinsamen Warze. Die Borsten I, II und III bilden ein unregelmäßiges Dreieck. Die Borsten IV, V und VI stehen auf einer gemeinsamen Warze. Die Gruppe VII besteht nur noch aus einer Borste (VIIa). Die Borste VIII steht weiter von der Ventralmedianen entfernt als im 8. Segment.

10. Segment (Analsegment):

Der Analschild trägt beiderseits 4 Borsten: I, II, III und IIIa. Auf den Nachschiebern befindet sich je eine Chitinplatte mit den Borsten IV, V und VI in einem auf der Spitze (IV) stehenden Dreieck angeordnet. Die Borsten VII und VIII fehlen hier.

Nach der Untersuchung von 10 Präparaten lassen sich folgende Unregelmäßigkeiten feststellen:

- 1.) Im 7. und 8. Abdominalsegment ist manchmal die Borste VIIc noch vorhanden, aber sehr klein ausgebildet.

- 2.) Die Borste IIIa liegt im 3. und 4. Abdominalsegment gelegentlich außerhalb der Warze der Borste III.

4.3 Die Puppe

4.3.1 Farbmerkmale

Die Puppen sind braun; junge Puppen sind heller, ältere dunkler. Die Farbe der Puppe besitzt folglich keinen größeren differentialdiagnostischen Wert. Regelmäßig ist lediglich folgender relativer Farbunterschied feststellbar: Kopf, Pronotum, Mesonotum, Metanotum und das ganze 10. Abdominalsegment einschließlich Cremaster sind braun bis dunkelbraun. Der Stirnfortsatz und die übrigen Abdominalsegmente sind dagegen hellbraun.

4.3.2 Skulpturmerkmale

Das Integument der Puppen weist zahlreiche Ausformungen auf, die von differentialdiagnostischem Interesse sind. Sie sind in den Abb. 7 bis 9 dargestellt.

Während das erste Abdominalsegment stets frei von Dornen ist, tragen die Abdominalringe 2 bis 7 zwei deutliche Dornenreihen, deren einzelne Dornen mit bloßem Auge erkennbar sind. Die Dornen der Basalreihen (Vorderrand des Segmentes) stehen auf breiter Basis und sind von spitz-kegelförmiger Gestalt. Die Zahl der Dornen ist je Basalreihe verschieden; sie variiert zwischen maximal 24 Dornen im 4. Segment und minimal 12 im 7. Segment. Die mittlere Dornenzahl aller Basalreihen beträgt 18. Die Dornengröße nimmt nach den Seiten hin ab, die größten Dornen befinden sich im Bereich der Dorsalmedianen. Die Basalreihe reicht lateral bis zur Borste III. Die Dornen der Caudalreihen (Hinterrand des Segmentes) haben eine schlanke, lanzettförmige Gestalt und stehen dichter als die Dornen der Basalreihen. Die Caudalreihen haben lateral etwa

die gleiche Ausdehnung wie die Basalreihen, aber die Zahl der Dornen ist erheblich größer. Sie schwankt zwischen 56 im 4. Segment und 34 im 2. Segment. Im Mittel liegt sie bei 50. Die Zahl der Dornen variiert so stark, daß sie als Kriterium für die Unterscheidung der drei Cydia-Arten nicht brauchbar ist.

Am 8. und 9. Abdominalsegment ist nur je eine kürzere Basalreihe ausgebildet, die im 9. Segment meist aus 2, gelegentlich aus 4 Dornen besteht.

Der Cremaster am 10. Abdominalsegment besteht aus meist 6 unterschiedlich großen Dornen, doch ist die Variabilität der Cremasterbedornung ebenfalls sehr groß. Von 355 untersuchten Puppen beiderlei Geschlechts glichen 55 % dem Cremastermodell der Abb. 10 mit 6 Dornen, während 45 % der Puppen andere Cremasterbedornung trugen, die sich auf 17 verschiedene Cremastermodelle verteilen. Oft treten an Stelle eines stärkeren Dornes zwei schwächere. Manchmal fehlen gewisse Dornen, auch die Stellung der Dornen zur Cremasterbeborstung wechselt.

Die Geschlechter zeigen keinen signifikanten Unterschied in der Cremasterbedornung. Der Sexualdimorphismus beschränkt sich vielmehr auf die den Tortricidae charakteristischen Unterschiede: Die Genitalmarke liegt bei den männlichen Puppen ventral auf dem 9. Abdominalsegment und ist ein Wulst in Brötchenform (vergl. Abb. 10), bei den weiblichen Puppen ventral auf dem 8. Abdominalsegment in Gestalt einer flachen Furche in Längsrichtung.

Die Analmarke ist bei beiden Geschlechtern gleich und besteht aus einer schmalen Längsfurche zwischen zwei schwachen Wölbungen ventral auf dem 10. Abdominalsegment.

Die Flügelscheiden reichen bis zur Hälfte des 4. Abdominalsegmentes. Die Stirn ist breit und flach.

Die Stellung der Borsten der Puppen entspricht, soweit sie sichtbar und z. B. nicht durch die Flügelscheiden verdeckt sind, der Chaetotaxie der Raupen, mit Ausnahme von acht langen Borsten am Cremaster. Die Cremasterborsten sind hakenartig gekrümmt und stehen auf kleinen Erhebungen. Im Gegensatz zur Cremasterbedornung sind die Borsten regelmäßig ausgebildet, d. h. sie stehen stets an gleicher Stelle (Abb. 10).

4.3.3 Gewicht und Länge der Puppen

Da die Raupen und Puppen von Cydia araucariae keine typischen Unterscheidungsmerkmale in der Beborstung und Ausformung des Integuments gegenüber Raupen und Puppen der zwei anderen Spezies Cydia II und Cydia III aufweisen, können bei der Wägung und Längenmessung auch einige Exemplare der beiden neuen Arten mit erfaßt worden sein, die gemeinsam mit Cydia araucariae vorkommen und deren Existenz sich erst im Laufe der Untersuchungen ergab.

Sichere differentialdiagnostische Merkmale dieser drei Arten bestehen nur beim Imaginalstadium. Wie später noch dargelegt wird (vergl. Kap. 4.4), sind die Falter von Cydia araucariae im Mittel deutlich größer als die Falter von Cydia II und Cydia III. Dies begründet die Annahme, daß in der Verteilung der Puppengewichte und -längen die leichtesten und kleinsten Exemplare Puppen von Cydia II und Cydia III sind. Dennoch bleiben die ermittelten Werte für Cydia araucariae repräsentativ, weil Cydia II und Cydia III selten auftraten und immer weniger als 2 % der untersuchten Tiere ausmachten.

Nach Wägung von 104 Puppen schwankt das Gewicht zwischen 8,0 mg und 54,5 mg ($\pm 0,2$ mg). Die starke Variabilität ist auf das gemeinsame Vorkommen mit den kleineren Puppen von Cydia II und Cydia III, auf einen nicht trennbaren Anteil parasitierter oder kranker Puppen, auf die unterschiedliche Ernährung während der Raupenentwicklung u. a. m. zurückzuführen.

Die Variationsbreiten für männliche und weibliche Puppen sind nahezu gleich. Das arithmetrische Mittel der Puppengewichte beträgt für Männchen 23,3 mg, für Weibchen 28,2 mg.

Den großen Unterschieden im Gewicht entspricht auch die unterschiedliche Länge der Puppen. Bei 656 Puppen lag die Länge zwischen 7,8 mm und 12,8 mm ($\pm 0,2$ mm). Die mittlere Länge männlicher Puppen beträgt 9,4 mm, diejenige der Weibchen 10,0 mm (Messung vom proximalen Rand der Flügelscheiden bis zur Spitze der Cremasterdornen).

4.4 Der Falter

Die eigenen Untersuchungen des Falters von Cydia araucariae ergaben im wesentlichen eine Übereinstimmung mit der Darstellung, die PASTRANA (1950) gegeben hat. Die Beurteilung der Schuppenfarben ist dabei häufig subjektiv, vor allem dann, wenn durch Lichtbrechung Interferenzfarben (Schillerfarben) auftreten, wobei die Art und die Richtung des einfallenden Lichtes maßgebend ist. Darauf mögen auch die Abweichungen bei den Schuppenfarben in meiner nachfolgenden Beschreibung gegenüber der Arbeit von PASTRANA zurückzuführen sein. Im übrigen mußte im Rahmen meiner Arbeit die Falterbeschreibung besonders gründlich erfolgen, weil morphologische Unterschiede gegenüber den beiden neuen Arten Cydia II und Cydia III zu suchen waren.

Cydia araucariae ist eindurch Farbe und Größe wenig auffallender Kleinschmetterling. Unterschiedlich geformte Schuppen von überwiegend dunkler Farbtönung bedecken nahezu den gesamten Körper. Der ruhende Falter, der seine Flügel dachgiebelartig hält, ist vom Kopf bis zum Distalrand der Flügel bei den Männchen zwischen 6,5 mm und 10,0 mm, bei den

Weibchen zwischen 7,0 mm und 11,0 mm lang. Die mittlere Länge der Männchen liegt bei 9,5 mm, die der Weibchen bei 10,0 mm. Die Breite beträgt maximal 4 mm, nach vorn wird der Falter schmäler. Die Spannweite liegt zwischen 17 mm und 20 mm, im Mittel bei 18 mm (Tab. 2).

Bei Cydia II und Cydia III variiert die Länge der ruhenden Falter zwischen 5 mm und 7 mm, die Spannweite zwischen 11 mm und 14 mm, im Mittel liegt sie bei 13 mm (Tab. 2).

Da sich die Spannweiten von Cydia araucariae einerseits und der zwei neuen Cydia-Arten andererseits nicht überschneiden, ist dieses Merkmal ein sicheres Unterscheidungskriterium.

4.4.1 Kopf

Die von grauen Schuppenkränzen umgebenen Augen sind beim lebenden Falter grün. Die kurze und meist zusammengerollt getragene Glossa ist mit grauen Schuppen besetzt. In der Halsregion finden sich grau-okerfarbene, lange, schmale Schuppen. Unmittelbar unter der Glossa überdeckt ein Fächer von kreissegmentförmigen, großen, schmutzig-weißen bis graufarbenen Schuppen die Coxa und Subcoxa des vorderen Beinpaars. Die schräg nach vorn gerichteten Labialpalpen tragen feine, grau-schwarze Beschuppung, ebenso wie die etwa 3,0 bis 3,5 mm langen Antennen. Der Antennendurchmesser beträgt 0,1 mm, am Basalglied (Scapus) 0,2 mm.

Sexualdimorphismus:

Die Männchen von Cydia araucariae tragen am Fuß jedes Antennengliedes einen Kranz von Sinneshaaren, die bei den Weibchen fehlen. Die Sinneshaare sind bei Cydia araucariae etwa 0,04 mm, bei Cydia II und

und Cydia III nur 0,01 mm lang.

Hinter den Basalgliedern der Antennen und zwischen den Augen liegen die mit Sinnesborsten und Schuppen besetzten Wülste eines Chaetosemas.

4.4.2 Thorax

Die thorakalen Schuppen sind allgemein länger als die am Kopf und an der Basis meist dunkler gefärbt als an der Spitze. Dunkelbraune Färbung haben die Schuppen auf den Patagien, welche die Collare bilden, und auf den Tegulae, welche die Gelenke der Vorderflügel überdecken. Ventral erscheinen die Schuppen des Thorax bei den Männchen schmutzig-weiß, bei den Weibchen dagegen grau.

4.4.2.1 Das Flügelgeäder

Nach Entfernen der dichten Beschuppung wird das Flügelgeäder sichtbar, wie es in den Abb. 11 und 12 wiedergegeben ist. Die dort durchgeführte Homologisierung erfolgte in Anlehnung an die Arbeit von COSTA LIMA (1945).

PASTRANA'S (1950) Darstellung des Flügelgeäders weist mit der hier wiedergegebenen beim Vorderflügel völlige Übereinstimmung auf. Beim Hinterflügel ergeben sich gegenüber PASTRANA'S Darstellung folgende Abweichungen (vergl. Tab. 3):

1. Die Stämme der Subcosta und des Radius sind nicht vereint, sondern verlaufen getrennt dicht nebeneinander.
2. Die Anälis auxiliaris 1 besitzt nach PASTRANA eine deutliche kleine Wurzelschlinge, die ich nur schwach ausgebildet fand.

Die beiden neuen Cydia-Arten unterscheiden sich durch folgende Merkmale am Geäder des Hinterflügels (vergl. Tab. 3, Abb. 13 und 14):

Cydia II:

1. Die Stämme der Subcosta und des Radius sind vereint.
2. Eine Media 3 ist nicht ausgebildet.
3. Der Cubitus 1a ist deutlich ausgebildet.
4. Ein Cubitus 2 fehlt.
5. Die Wurzelschlinge der Analis auxilaris 1 ist nur schwach ausgebildet.

Cydia III:

1. Die Stämme der Subcosta und des Radius sind vereint.
2. Die Media 3 ist vorhanden.
3. Der Cubitus 1a ist distal nur schwach ausgebildet.
4. Ein Cubitus 2 fehlt.
5. Die Wurzelschlinge der Analis auxilaris 1 ist deutlich ausgebildet.

Sexualdimorphismus:

Der Haftborstenapparat am Hinterflügel, das Frenulum, besteht bei allen 3 Arten bei den Männchen immer aus e i n e r langen Borste, bei den Weibchen dagegen aus drei kürzeren Borsten.

4.4.2.2 Beschuppung der Flügel (Flügelzeichnung)

Verschieden gefärbte Schuppen auf Flügelober- und -unterseite lassen ein Zeichnungsmuster entstehen, das für jede Art charakteristisch ist. Die Zeichnungsmuster unterliegen einer nur geringen Variabilität, wenn man von Abnormitäten durch Verletzungen oder Störungen der Puppe während der für die Entwicklung des Flügelusters sensiblen

Periode absieht (FORSTER/WOHLFAHRT 1954). Mit Ausnahme der Vorderflügeloberseiten weisen alle Flügelteile einen z. T. erheblichen Sexualdichromismus auf.

Die folgende Beschreibung bezieht sich auf die männlichen Falter. Die wesentlichen Unterschiede der Weibchen werden im Vergleich dazu gesondert angegeben. HENKE (zitiert nach FORSTER/WOHLFAHRT 1954) hat die Feldgliederungsmuster verschiedener Schmetterlingsgruppen bearbeitet und bestimmte Bezeichnungen für die Gliederungselemente benutzt, die ich bei der folgenden Beschreibung verwende. Die Lage und Bezeichnung der Felder und Binden ist in Abb. 15 definiert.

Vorderflügel/Oberseite (Abb. 16a, 18a und 20a)

Cydia araucariae:

Das Wurzelfeld (proximaler Teil) nimmt etwa die Hälfte der Flügelfläche ein und ist mit schwarz-braunen Schuppen von länglich-schmaler Form besetzt, deren Spitzen hellgrau gefärbt sind. Das Zentralfeld und das Randfeld (distaler Teil) weist dunkelbraune Schuppen mit helleren, oker-braunen Schuppen-spitzen auf und ist mit etwa 0,2 mm breiten Binden und Flecken fast blei-grauer Schuppen durchsetzt. Sie fallen besonders dadurch auf, daß sie das schräg auffallende Licht stark reflektieren und dadurch Perlmuttglanz erzeugen. Eine Proximalbinde verläuft mit etwa 0,3 mm Abstand parallel zur Grenze Wurzelfeld/Zentralfeld durch das Zentralfeld. Sie geht zunächst steil-spitzwinklig vom Costalrand aus und beschreibt distalwärts einen Bogen, so daß sie fast lotrecht auf den Dorsalrand stößt. Distal von der Proximalbinde folgt ein nur am Costalrand ausgebildeter Mittelschatten, in dem meist ein Discoidal-Fleck ausgespart bleibt, welcher mit Schuppen vom

Typ des Zentralfeldes bedeckt ist. Hinter dem Mittelschatten beginnt am Costalrand lotrecht bis schwach nach vorn geneigt eine Distalbinde, die ihren Verlauf in einem schwachen Bogen fortsetzt und schließlich parallel zur Proximalbinde lotrecht auf den Dorsalrand zuläuft. Zwischen Proximal- und Distalbinde sowie Mittelschatten verbleibt ein y-förmiges Zentralfeld. Hinter der Distalbinde erscheint eine vom Costalrand schräg nach hinten gerichtete, kurze Apikallinie, die sich bei wenigen Faltern einem Knick nach vorn folgend auf den Dorsalrand hin verlaufend fortsetzt (in Abb. 16a nicht dargestellt). Parallel zum Distalrand verläuft eine schmale Randlinie, die selten die zu ihr fast rechtwinklig stehende Apikallinie berührt. Sie reicht vom distalen Costalrand bis in die Nähe des Analwinkels. In dem von Distalbinde, Apikal- und Randlinie umgebenen Teil des Randfeldes mit der oker-braunen Beschuppung liegen gruppenweise einige völlig schwarze Schuppen (schwarze Schuppenflecken). Gruppen dieser Schuppen konzentrieren sich vor allem distal von der Distalbinde und der verlängerten Apikallinie. Den Distalrand säumen deutlich längere, graue Schuppen und kurze, schwarze Schuppen. Von den grauen Schuppen finden sich die längsten im Bereich des Analwinkels. Die langen, grauen Schuppen zeigen bei geeignetem Lichteinfallswinkel ebenfalls Perlmuttglanz.

Cydia II:

Die Binden perlmuttglänzender Schuppen erscheinen in etwa gleicher Form und Lage. Sie heben sich jedoch deutlicher vom übrigen Schuppenkleid ab, da die schwarzen Schuppen des Proximalfeldes hellere Spitzen haben als bei Cydia araucariae. Bei den Schuppen des Zentral- und des Randfeldes fehlen die Oker-Töne fast völlig, es überwiegen grau und hellgrau. Der Proximalbinde ist in etwa 0,3 bis 0,4 mm

Abstand eine weitere Binde, die Wurzelbinde vorgelagert, die bei Cydia araucariae stets fehlt (Cydia II und III haben also 1 Binde mehr als Cydia araucariae!). Diese Wurzelbinde verläuft parallel zur Proximalbinde und ist im mittleren Bereich meist unterbrochen. Die Proximalbinde selbst weist im Bereich dieser Unterbrechung der Wurzelbinde selten einen Knick auf. Apikallinie und Distalbinde laufen am Costalrand nicht oder nur undeutlich zusammen (ähnlich wie bei Cydia araucariae, aber im Unterschied zu Cydia III). Der Bereich der schwarzen Schuppenflecken zwischen Distalbinde, Apikal- und Randlinie hat ovale Form. Die ganze Fläche ist mit strichartig in Längsrichtung angeordneten schwarzen Schuppen durchsetzt.

Cydia III:

Die Schuppen von Wurzel-, Zentral- und Randfeld gleichen in der Farbe denen von Cydia araucariae. Die Binden und Linien heben sich hier aber deutlicher vom übrigen Schuppenkleid ab. Die dunkelbraunen, schlanken Schuppen des Proximalfeldes tragen kaum hellere Spitzen. Im Zentral- und Randfeld überwiegen hellgraue Schuppen. Auch Cydia III zeigt wie Cydia II eine Wurzelbinde, die jedoch nicht durchgeht, sondern nur aus einem fast gestreckt verlaufenden Ast in der Nähe des Costalrandes besteht. Sie endet in Höhe des Knickes der Proximalbinde. Wurzelbinde und Proximalbinde verlaufen spitzwinkliger vom Costalrand distalwärts als bei den beiden anderen Cydia-Arten. Distalbinde, Apikal- und Randlinie stehen oft in Kontakt, besonders die beiden ersteren. Der Verlauf aller Binden und Linien zeigt weniger Konstanz und Gleichmäßigkeit als bei den anderen zwei Cydia-Arten. Auch die Distalbinde weist in Höhe des Knicks der Proximalbinde einen Knick auf. Die Randlinie zeigt gelegentlich eine kurze Unterbrechung. Das

ovale Feld der schwarzen Schuppenflecken gleicht dem von Cydia II.

Vorderflügel/Unterseite (Abb. 16b, 18b und 20b)

Cydia araucariae:

Die Unterseite ist überwiegend mit eng anliegenden, schwarzen Schuppen besetzt. Vom Flügelgelenk ausgehend verläuft am Dorsalrand im Bereich der Analisader ein schmales Feld weißer Schuppen. Bei den Weibchen sind diese Schuppen aschgrau. Das zusammen mit dem Haftborstenapparat des Hinterflügels beim Flug der Kopplung beider Flügelpaare dienende Retinaculum an der Subcosta im Bereich des Basalwinkels ist mit weiß-grauen Schuppen bedeckt, die deutlich länger als die übrigen Schuppen sind und büschelartig schräg vom Flügel abstehen. Beim Weibchen sind diese Schuppen grau.

Cydia II:

Auch hier dominieren die dicht anliegenden schwarzen Schuppen. Das Retinaculum ist wie bei Cydia araucariae weiß-grau beschuppt. Entlang dem Dorsalrand verläuft ein weiß-grauer Schuppenstreifen. Im Bereich der zentralen Subcosta liegt ein längsgestreckter schmaler Streifen weiß-grauer Schuppen, der beim Weibchen fehlt. Im übrigen sind die weiß-grauen Schuppen bei den Weibchen dunkler als bei den Männchen.

Cydia III:

Der Bereich der schwarzen Schuppen bleibt auf einen Streifen am Costalrand und das distale Drittel der Flügelunterseite beschränkt. Am Dorsalrand liegt ein breiter Bereich grau-weißer Schuppen, der zur Mitte hin in eine Mischzone grau-weißer und schwarzer Schuppen übergeht. Das Retinaculum ist

kleiner als bei Cydia II und mit etwas längeren schwarzen und weißen Schuppen besetzt. Bei den Weibchen befindet sich nur in Dorsalrandnähe eine Zone grauer Schuppen, das Retinaculum ist unauffällig schwarz-grau beschuppt.

Hinterflügel/Oberseite (Abb. 17a, 19a und 21a)

Cydia araucariae:

Der Hinterflügel ist überwiegend gleichmäßig mit kleinen dunkelbraunen bis schwarzen Schuppen bedeckt. Nur entlang des Costalrandes weist die Oberseite einen sehr schmalen, kaum 0,2 mm breiten Streifen weißer bis hellgrauer Schuppen auf, dem sich flügeleinwärts eine breitere Zone tief-schwarzer Schuppen anschließt. Auf den wurzelnahen Stämmen von Radius, Media und Analisader fallen besonders feine und lange, haarförmige graue Schuppen auf. Ebenfalls grau sind die fransenförmigen Schuppen, die einen Saum am Distal- und Dorsalrand bilden. Am Dorsalrand sind diese Schuppen heller und besonders lang. Bei den Weibchen findet sich ein costalrandnaher grauer Schuppenkeil, die übrige Beschuppung ist schwarz-braun.

Cydia II:

An der distalen Hälfte des Costalrandes befindet sich ein Dreieck weißer bis hellgelber Schuppen, dessen Spitze zum Analwinkel weist. Seine längliche Ausdehnung am Costalrand beträgt etwa 2,0 mm, seine maximale Tiefe weniger als 0,5 mm. Eine Mischzone zwischen dem hellen Dreieck und der übrigen Beschuppung fehlt, der Übergang erfolgt an einer scharfen Trennlinie. Die übrige Oberfläche trägt schwarze, zum Dorsalrand hin mehr dunkelbraune Schuppen. Bei den Weibchen fehlt ein Dreieck heller Schuppen, den Costalrand begleitet ein schmaler Keil grauer Schuppen.

Cydia III:

Ähnlich wie bei Cydia araucariae gibt es ein schmales Band von weißen Schuppen entlang des Costalrandes, das zur Wurzel hin breiter wird und sich mit einem zweiten kürzeren, keilförmigen Band gleicher Schuppen im Bereich des Radiusstammes vereint. Die restliche, größere Flügelfläche trägt schwarze Schuppen wie bei Cydia II. Das Weibchen hat statt des schmalen Bandes einen breiten Streifen weißer Schuppen.

Hinterflügel/Unterseite (Abb. 17b, 19b und 21b)

Cydia araucariae:

Ein großer Bereich im Basalwinkel besteht aus weißen bis hellgrauen Schuppen. Dieses Feld reicht mit 3 bis 4 schmalen, keilförmigen Streifen in den distalen Teil des Flügels, der durchweg schwarze bis dunkelbraune Schuppen trägt. Einer dieser "Keile" verläuft entlang des Costalrandes, während die anderen "Keile" etwa den Faltenknicken des in Ruhe zusammengelegten Hinterflügels folgen. Die Weibchen weisen eine mehr oder weniger gleichmäßig grau-braune Beschuppung auf. Nur im Basalwinkel und am Costalrand ist sie ein wenig heller.

Cydia II:

Nur entlang des Distalrandes erscheint ein kleinerer Bereich schwarzer Schuppen, am Analwinkel mächtiger als am Vorderwinkel. Im größeren, proximalen Teil dominieren weiß-graue Farbtöne. Am Costalrand erstreckt sich ein schmaler Streifen hellgrauer, einwärtsgerichteter, dicht anliegender, feiner, langer Haarschuppen, die bei Cydia araucariae und Cydia III fehlen. Zum Dorsalrand hin wird die Tönung der hellgrauen Schuppen etwas dunkler. Dazu sind wenige schwarze Schuppen in das hellgraue Feld eingesprengt.

Der Distal- und Dorsalrandsaum besteht aus langen, grauen Schuppen, besonders lang im Analwinkel. Bei den Weibchen erscheint das Schuppenkleid fast gleichmäßig grau.

Cydia III:

Der größere, proximale Teil mit weißen Schuppen geht distal in einen kleineren Teil mit im Vorderwinkel schwarzen, im Analwinkel grauen Schuppen über. Eine Grenzlinie trennt diese verschiedenfarbenen Schuppen im Vorderwinkel sehr abrupt voneinander, während es im Analwinkel einen Übergang mit breiter Mischzone gibt. Die Grenzlinie verläuft in einer Sinuskurve. Die Weibchen zeigen ein ähnliches Schuppenkleid wie bei Cydia II, distal etwas dunkler, proximal heller.

4.4.2.3 Die Beine

Die Beine sind mit verschiedenfarbigen Schuppen dicht bedeckt. Ähnlich wie die Beschuppung der Flügel weist auch die Beinbeschuppung art- und geschlechtsspezifische Unterschiede auf. Das an einigen Beingliedern auftretende Schuppenkleid dichter, abstehtender Schuppen bezeichne ich wegen seines Aussehens als "Bürste".

4.4.2.3.1 Beine der Männchen

Vorderes Beinpaar

Die Coxa trägt innenseitig schwarze, außenseitig graue Schuppen. Die Schuppen des Femur sind grau, innen etwas heller als außen. Die Tibia ist grau und frei von Schienenspornen (Calcariae). Die rundum grauen bis schwarzen Tarsen tragen am Ende eines jeden Gliedes einen Ring hellgrauer Schuppen. Das erste Tarsalglied ist fast so lang wie die übrigen 4 Glieder zusammen.

Mittleres Beinpaar (Abb. 22a und 22b)

Die Schuppen der Coxa sind wie am vorderen Beinpaar gestaltet. Der Femur weist innenseitig einen schmalen Bereich grauweißer Schuppen auf, im übrigen ist er schwarz-grau beschuppt. Innenseitig ist die Tibia mit grauweißen, anliegenden Schuppen besetzt, außenseitig mit ockerfarbenen bis hellgrauen Schuppen von schlanker, spitzer Form, die leicht abstehen ("kleine hellgraue Bürste"). Innenseitig dicht über dem Tibiotarsalgelenk befindet sich ein Paar ungleich langer Subapikalsporne, die kleine, spitz-schlank Schuppen tragen; der hintere ist mit etwa 1 mm doppelt so lang wie der vordere. Die Tarsen sind wie am vorderen Beinpaar beschuppt, jedoch innenseitig heller als außenseitig. Das erste Tarsalglied ist etwa so lang wie das zweite bis fünfte zusammen.

Hinteres Beinpaar (Abb. 23a und 23b)

Auch hier ist die Coxa wie am vorderen Beinpaar beschuppt. Der Femur trägt außenseitig schwarze, innenseitig hellgraue bis weiße, anliegende Schuppen. Die Tibia weist innenseitig tiefschwarze Schuppen auf, die von schlanker Form und ohne deutliche Spitze (abgerundet) sind. Sie stehen leicht ab ("kleine schwarze Bürste"). Die Tibia trägt zwei Spornpaare: Ein medianes, längeres und ein subapikales, kürzeres. Der hintere Sporn jedes Paares ist etwa doppelt so lang wie der jeweilige vordere. Graue Schuppen bedecken die Sporne. Außenseitig ist die Tibia von hellgrauen, schlanken Schuppen in sehr großer Zahl besetzt, die stark abstehen ("große hellgraue Bürste"). Außenseitig auf dem ersten Tarsalglied setzt sich die "große hellgraue Bürste" der Tibia noch ein kleines Stück fort, hier jedoch weniger stark. Das erste Tarsalglied ist etwas länger als das zweite bis fünfte zusammen.

Die Beschuppung der Tarsen ist die gleiche wie am vorderen Beinpaar.

Die Beinbeschuppung der beiden anderen Cydia-Arten ist deutlich verschieden: Die Unterschiede zeigen sich besonders am mittleren (Abb. 24a, 24b, 26a, 26b) und hinteren Beinpaar (Abb. 25a, 25b, 27a, 27b) und sind in Tab. 2 dargestellt. .

4.4.2.3.2 Beine der Weibchen

An den Beinen unterscheiden sich die Weibchen von den Männchen durch folgende Merkmale:

Farbkontrast (Sexualdichromismus)

Anstelle der hellgrauen bis weißen Schuppen der Männchen finden sich bei den Weibchen graue Schuppen, und statt der schwarzen Schuppen beim Männchen hier häufig solche von dunkelgrauer Färbung. Der Kontrast zwischen den hellen und den dunklen Partien der Beine ist dadurch bei den Weibchen viel geringer als bei den Männchen.

Mittlere Tibia

Außensteitig sitzen graue, nur wenig abstehende Schuppen. Anstelle einer gut sichtbaren "kleinen hellgrauen Bürste" bei den Männchen besitzen die Weibchen eine unauffällige "kleine graue Bürste".

Hintere Tibia

Innenseitig ist die Tibia bei den Weibchen mit anliegenden, dunkelgrauen Schuppen besetzt, und die "kleine schwarze Bürste", welche die Männchen an dieser Stelle tragen, fehlt. Außensteitig sitzen viele graue, jedoch anliegende Schuppen, die am tibiotarsalen Gelenk etwas auf das erste Tarsalglied überragen. Eine "große hellgraue Bürste" wie bei den Männchen ist hier nicht ausgebildet.

4.4.3 Abdomen

Der Hinterleib der männlichen Falter ist schlank, die Flankenlinien verlaufen zum Abdomenende hin leicht konkav, d. h. das Abdomen verbreitert sich nach dem Ende zu ein wenig. Das Abdomen geschlechtsreifer Weibchen ist durch die gefüllten Ovarien geschwollen, seine Flankenlinien verlaufen deshalb konvex. Auch frisch geschlüpfte Weibchen kann man an ihrem meist stärkeren Hinterleib von den Männchen unterscheiden.

Das dichte Schuppenkleid des Abdomens ist im Gegensatz zu dem der anderen Körperteile weitgehend einheitlich gestaltet. Die Schuppen sind größer als am Thorax und an den Extremitäten. Die distalen Schuppen eines jeden Segmentringes überragen die Antecostalnähte zum hinteren Segment. Distal vom metathorakalen Coxapaar aus lassen sich ventral sechs durch das Schuppenkleid deutlich abgesetzte Hinterleibsabschnitte zählen. Der letzte Abschnitt besteht aus dem achten und neunten Segment; es sind die Genitalsegmente. Das erste und zweite Abdominalsegment ist unter den metathorakalen Coxae und dem dichten Schuppenkleid versteckt und deshalb nicht erkennbar. Das Abdomen der Männchen ist tief-schwarz (Abb. 28), das der Weibchen dagegen gleichmäßig grau beschuppt, mit hellerer Graufärbung ventral im Bereich jeder Antecostalnaht. Nur der Genitalabschnitt trägt, wie bei den Männchen, schwarze Schuppen.

Das Männchen von Cydia II trägt am Abdomen schwarze Schuppen, die im Unterschied zu Cydia araucariae aber durch schmale Ringe weißer Schuppen in den intersegmentalen Bereichen unterbrochen sind. Ventro-median sitzt jedem Ring proximal ein Fleck ebenfalls weißer Schuppen auf (Abb. 29). Alle auf der Ventro-Medianen liegenden weißen Flecken bilden mit den jeweils dazwischen befindlichen Bereichen

schwarzer Schuppen eine augenfällige Markierung (schwarz-weiße Linie).

Diese augenfällige Markierung fehlt bei Cydia III, lediglich weiße, intersegmental angeordnete Schuppenringe unterbrechen das sonst schwarz beschuppte Abdomen (Abb. 30).

Der abdominale Sexualdichromismus bei Cydia II und Cydia III beruht auf der bereits für die Beinbeschuppung von Cydia araucariae festgestellten Regelmäßigkeit des Farbkontrastes (vergl. Kap. 4.4.2.3.2).

4.4.3.1 Der männliche Kopulationsapparat

Abb. 31 zeigt Teile des äußeren männlichen Kopulationsapparates. Am Hinterleibsende befinden sich paarige Harpagonen (Gonopoden), die latero-ventral vom Hinterrand des 9. Abdominalsegmentes ausgehen. An diesem Segment, einem schmalen sklerotisierten Ring, sitzt auf dessen ventralem Teil proximal der Penis (Abb. 32). Er besteht aus einer kurzen, etwas verbreiterten Phallobasis, die dorsalwärts aufgerichtet ist. Daran schließt sich der schmale, röhrenförmige, abwärts nach hinten gebogene Aedoeagus an. Seine Länge beträgt zwischen 0,7 und 0,9 mm. Das caudale Ende des Aedoeagus deutet eine laterale Spaltung an, die spitzwinklig bis zu einer Stelle auf etwa halber Aedoeagus-Länge zusammenläuft. Hier befinden sich innenseitig (am Präputialsack) 5 oder 6 caudalwärts gerichtete schlanke Dornen, die Cornuti (Titillatoren).

Bei Cydia II und Cydia III ist der geringeren Körpergröße entsprechend auch der Geschlechtsapparat kleiner (Abb. 33). Der Penis hat hier eine Länge von 0,6 bis 0,8 mm. Deutlich unterscheiden sich

Cydia araucariae und die beiden anderen Cydia-Arten an der Zahl der Cornuti: Bei Cydia II (2 untersuchte Exemplare) und bei Cydia III (6 untersuchte Exemplare) beträgt die Zahl der Cornuti nur 2 oder 3 (im Gegensatz zu 5 bis 6 bei Cydia araucariae).

4.4.3.2 Der weibliche Kopulationsapparat

Die als Legeapparat (Ovipositor) am Abdomenende herausragenden, paarigen Gonapophysen (Valvulae) sind distal mit zahlreichen, kurzen Borsten besetzt. Die Valvulae umschließen in der Mitte die primäre Geschlechtsöffnung (Ooporus). Am 8. Abdominalsegment befindet sich ventral (am Sternit) die sekundäre Geschlechtsöffnung, das Ostium bursae. Die Bursa copulatrix (Abb. 34), deren Wandgewebe dünn und transparent ist, hat die Gestalt einer Kugel von 1 mm Durchmesser. Auf der Innenseite der Wandung befinden sich zwei schlanke, gekrümmte Dornen (Laminae dentatae), die wie die Stacheln einer Rose aussehen. Bei durchscheinendem Licht im Mikroskop setzt sich ein auf der breiten Dornenbasis stehendes, schlankes, bis zur halben Dornenhöhe reichendes Dreieck hellbrauner Färbung gegenüber der übrigen dunkelbraunen Dornenfärbung ab. Daraus kann geschlossen werden, daß die sklerotisierten Dornenwände den umgebenden Hohlraum nicht völlig einschließen. Die Außenwand der Dornen weist eine feine Bezaehlung auf, die bis in die Höhe der Spitze des helleren Dreiecks reicht (Abb. 35).

Die Laminae dentatae von Cydia II (2 untersuchte Exemplare) und Cydia III (6 untersuchte Exemplare) haben etwas gedrungenere Gestalt (Abb. 36): Die Basis der Dornen ist schmaler, und nur ein kleiner, unterer Teil ist gestreckt, der obere Teil zeigt stärkere Krümmung als bei Cydia araucariae. Das

"hellere Dreieck" ist somit schmaler und die außen-
seitige Bezeichnung reicht von der Basis aus weniger
weit nach oben.

5. Lebensweise von Cydia araucariae

Die folgenden Angaben über die Lebensweise von Cydia araucariae stützen sich im wesentlichen auf Ergebnisse, die an Zuchten im Labor gewonnen wurden. Das gilt vor allem für das Imaginalstadium, da wegen der Unauffälligkeit der Falter eine Beobachtung im Freiland kaum möglich ist. Leichter und regelmäßig im Freiland anzutreffen waren dagegen alle präimaginalen Stadien (Ei, Raupe und Puppe), besonders nachdem erste Ergebnisse der Untersuchungen an Laborzuchten vorlagen und die Richtigkeit und Übertragbarkeit der Ergebnisse auf Freilandbedingungen überprüft werden konnte. Für die adulten Tiere war eine solche Bestätigung nicht möglich.

Die Untersuchungen erfolgten vom Dezember 1972 bis zum Mai 1973, d. h. im Sommer und Herbst der südlichen Hemisphäre. Die Zuchten befanden sich in einem geschlossenen, unbeheizten und mäßig gelüfteten Raum (Labor). Der Temperaturverlauf entsprach annähernd dem natürlichen Tagesgang im Freiland, jedoch lagen die Tagesmitteltemperaturen sowie die Maxima und Minima der Tagestemperaturen um etwa 5° über den Freilandwerten. Zudem kamen starke und plötzliche Temperaturschwankungen im Labor nur gedämpft und verzögert zur Geltung. Die durchschnittliche Labortemperatur, die der in den folgenden Kapiteln genannten Entwicklungsdauer zugrunde liegt, betrug 24,4° C. Die Methode zur Ermittlung der Entwicklungsdauer wird in Kapitel 7. beschrieben. Die relative Luftfeuchtigkeit schwankte während des Beobachtungszeitraumes meist zwischen 90 % und 100 % und lag damit um ca. 10 % über dem mittleren Luftfeuchtwert des Freilandes um Curitiba (vergl. MAACK 1968).

5.1 Eientwicklung

Material und Methode: Die an Zapfen und Nadeln ange kitteten Eier stammten zum Teil aus dem Freiland, zum Teil wurden sie aus Eiablagen im Labor gezüchteter Weibchen gewonnen. Zur Beobachtung der Embryonalentwicklung blieben die Eier mitsamt ihrer Unterlage in verschlossenen Glasgefäßen (Petrischalen und große Glasschalen). Durch den Deckel der Gefäße sollten die frisch geschlüpften Eirauen an der Flucht gehindert werden. Für diesen Zweck erwiesen sich die verwendeten Gefäße als ungeeignet, da die sehr kleinen Eirauen zwischen dem nicht plangeschliffenen Schalenrand und dem Glasdeckel hindurchzukriechen vermochten. Sicherer war es dagegen, im oberen Bereich der Schalenwand einen etwa 1 cm breiten Streifen mit Glycerin zu bestreichen. Die Eirauen vermieden die Berührung mit dem Glycerinfilm. Die wegen ihrer geringen Größe und unauffälligen Farbe besonders auf Zapfen schwer auffindbaren Eigelege wurden zur leichteren Beobachtung mit Stecknadeln markiert.

Bei Betrachtung mit dem Binokular sind während der ersten 2 bis 3 Tage nach der Eiablage noch keine embryonalen Eiweißdifferenzierungen zu erkennen. Ab dem 3. Tag ist meist ein dunkler Fleck im Ooplasma sichtbar, der stets am Rande liegt. Der übrige Protoplast hat jetzt dunklere, fast karminrote Färbung (vergl. Kap. 4.1). Innerhalb der nächsten 24 Stunden sind die Umrisse der jungen Raupe zu erkennen. Sie liegt u-förmig gekrümmt und füllt das ganze Ei aus (Abb. 4). Der große, schwarze Kopf hebt sich neben dem hellen, glasigen Raupenkörper deutlich ab, ebenso der schwarze Nackenschild (vergl. Kap. 4.2.2). Die Raupe ist von rötlicher Flüssigkeit umgeben, die in den folgenden Stunden von ihr aufgenommen wird. Dadurch nimmt der Körper der Raupe noch in der Eihülle eine rötliche Färbung an. Die Raupe steht jetzt kurz vor dem Verlassen der Eihülle.

Den Schlüpfvorgang leitet die Raupe durch spontanes Zucken des Kopfes und des Abdomens ein, begleitet von Beißbewegungen der Mandibeln. Diese Bewegungen können auch durch vorsichtiges Berühren der Eihülle provoziert werden. Infolge dieser Bewegungen platzt

am 4. Tag nach der Eiablage die Eihülle seitlich mit einem horizontalen Riß am Aufkleberand auf. Durch diesen Schlitz verläßt die Eiraupe sofort die Eihülle.

Die leeren, farblosen Eihüllen bleiben auf der Unterlage haften und schimmern bei schrägem Lichteinfall silbrigweiß. Die Eischalen werden von den Eirauen nicht verzehrt, wie das von vielen Lepidopteren bekannt ist. Sterile Eier sind während der ersten 3 Tage ohne mikroskopische Untersuchung von befruchteten Eiern nicht zu unterscheiden. Unbefruchtete Eier zeigen am 4. Tag keinen schwarzen Kopfpunkt, und der Ooplast hat nicht die dunklere Rotfärbung. Vielmehr bleibt das zarte Orangerot auch in den folgenden Tagen erhalten, später wird es trübe. Sterile Eier vertrocknen schließlich, wobei das Chorion runzlig wird; gelegentlich verpilzen sie.

5.2 Biologie der Raupe

Material und Methode: Als Untersuchungsobjekte dienten sowohl die aus den Eiern in der in Kapitel 5.1 beschriebenen Weise gezogenen Raupen, als auch Raupen aus im Freiland gesammelten Pflanzenmaterial. Besonders leicht und zahlreich waren Raupen stets in den Zapfen aller Entwicklungsstadien sowie in den zur Zeit der Samenreife geernteten Samen zu gewinnen. Den aus dem Pflanzenmaterial herauspräparierten Raupen sowie den gerade geschlüpften Eirauen wurden unbefallene reife oder fast reife Samen als Nahrung angeboten. Für die Eirauen genügte meist die kleine natürliche Öffnung an der Spitze ("Wurzelporus"), um in den Samen zu gelangen (vergl. Kap. 6.1.1.3). Durch leichten Druck auf das Fruchtblatt (Karpell) konnte dieser Spalt etwas vergrößert und das Eindringen erleichtert werden. Für Raupen im älteren Stadium wurde der Zugang in den Samen durch einen kleinen Schnitt in das Karpell geschaffen. Zwar sind die Raupen in allen Entwicklungsstadien in der Lage, das Fruchtblatt zu durchnagen, selbst dann, wenn der Same aus dem Zapfen gelöst frei liegt, doch Erfolg und Überlebenschance sind dann geringer. Der Schnitt hatte rasche Verpilzung oder Austrocknung des Samens zur Folge, was ein häufiges Umsetzen auf frische Samen erforderlich machte.

Zunächst wurde 1 Raupe je Samen angesetzt, um gegenseitige Störungen bei der Entwicklung auszuschließen. Die auf diese Weise künstlich mit einer Raupe besetzten Samen blieben in der folgenden Zeit in meist offenen Glasschalen im Labor, da beim Verschließen der Schalen die Samen durch hohe Luftfeuchtigkeit infolge der pflanzlichen Transpiration schneller verpilzten. In bestimmten Zeitabständen wurden der Entwicklungsstand und die Fraßtätigkeit kontrolliert. Letzteres war durch Rekonstruktion der Fraßwege (vergl. Kap. 6) und durch direkte Beobachtung der Raupen im Samen möglich.

Um den Vorgang der Verpuppung beobachten zu können, war es nötig, den bereits angefertigten Kokon immer wieder zu zerstören. Nach wiederholter Öffnung des stets neu angelegten Gespinnstes einer Raupe führte diese schließlich eine "freie Verpuppung" durch (vergl. Kap. 8.2.5). Die "freie Verpuppung" erfolgte selten, meistens war die solchermaßen gestörte Raupe nicht mehr in der Lage, die Verwandlung durchzuführen, und ging zugrunde.

Unmittelbar nach dem Verlassen der Eihülle beginnt das Eiräupchen zu wandern. Bei diesen Wanderungen entwickeln die Eiraupen Kriechgeschwindigkeiten bis zu 50 cm/min. Wonach sie sich beim Kriechen orientieren ist nicht bekannt. In den Glasschalen reagierten die Raupen positiv phototaktisch. Wegen ihrer Kleinheit (vergl. Kap. 4.2) ist die Eiraupe in der Lage, in sehr schmale Spalten und kleinste Öffnungen einzudringen, die sie notfalls durch Benagen vergrößert. Sie setzt ihre Wanderung fort, bis sie auf geeignete Nahrung trifft. Dabei hat sie nicht selten, wie Beobachtungen im Labor zeigten, bis zu 10 m Weglänge zurückgelegt.

Wenige Stunden nach Fraßbeginn verlieren die Eiraupen die ursprüngliche (von der "Eiflüssigkeit" stammende) rötliche Färbung. Die Körperfarbe hängt jetzt von dem aufgenommenen Fraßmaterial ab, das durch den transparenten Körper hindurch schimmert: Im Gewebe von Nadeln, in Knospen und in männlichen Blüten (Strobili) sieht die Raupe grünlich aus, in reifen Samen hat sie eine weiße Farbe. Fressen die

Raupen in sterilen Samen, am Karpell oder im alten schwammigen Gewebe der zentralen Zapfenachse, dann sind ihre Körper schmutzig-grau.

In den reifen, nährstoffreichen Samen fressen die L1-Raupen etwa 15 mm lange Gänge (Galerien), zumeist im Samenembryo von der Radikula in Richtung der Kotyledonen (Abb. 37a). In weniger nährstoffreichen Fraßobjekten (unreife Samen, sterile Samen, Nadeln usw.) beginnt die L1-Raupe zwischen kürzeren Fraßphasen immer wieder zu wandern, um neue Fraßstellen zu suchen. Wenn die L1-Raupen das Karpell und das Integument eines reifen Samens oder die Nadel- und Sproßepidermis beim Eindringen durchbohren, bleibt am Rande des Einbohrloches sehr feines Genagsel liegen, was immer ein Zeichen für Befall ist. Der Fraßgang ist mit Kot und Genagsel gefüllt, das hinter der Raupe abgelegt und zusammengepreßt wird. Bei günstiger Nahrung, wie sie das Endosperm halbreifer und reifer Samen darstellt, dauert das L1-Stadium etwa 4 Tage.

Vor der Häutung wird die Raupe bewegungsträge und streift schließlich die Haut ab. Meist löst sich die Kopfkapsel getrennt von der übrigen Raupenhaut. Das Abstreifen der Haut erfolgt unter heftigen Druck- und Streckbewegungen der Raupe. Die unmittelbar nach der Häutung noch farblose Kopfkapsel färbt sich in wenigen Stunden dunkelbraun bis schwarz. Die anfänglich farblose Epidermis wird an den Borstenflecken, Brustbeintarsen und Bauchbeinborsten braun.

Die L2-Raupen erzeugen infolge größerer Freßleistung und stärkerer Kopfkapsel breitere und längere Fraßgänge. Im reifen Samen folgen sie nicht mehr so regelmäßig dem Verlauf des Samenembryos, sondern dringen oft in das Endosperm ein (Abb. 37b), in dem sie sowohl in unregelmäßig geführten Gängen minieren als auch

unregelmäßig geformte Fraßräume anlegen. Die Gänge und Räume sind mit entsprechend größeren Kotballen ausgefüllt. Das L2-Stadium dauert 2 Tage.

Die L3-Raupen setzen den Fraß noch intensiver fort (Abb. 37c). Dabei entstehen im Endosperm reifer Samen Hohlräume, zwischen denen nur dünne Wände stehen bleiben. Nach weiteren 3 Tagen wiederholt sich der Häutungsvorgang zum vierten und letzten Raupenstadium.

Die L4-Raupen führen wegen ihres großen Nahrungsbedarfes schließlich zur weitgehenden Zerstörung des Samens (Abb. 37d). Meist wird etwa ein Viertel des gesamten Endosperms eines reifen Samens verzehrt. Sie fressen im reifen Samen nicht mehr in Gängen sondern fertigen Hohlräume an, die sie mit festgedrücktem Kot ausfüllen. Der Körper wächst in diesem Stadium beträchtlich, die Kopfkapsel bleibt unverändert. Nach etwa 8 bis 10 Tagen stellt die L4-Raupe den Fraß ein und beginnt mit der Suche nach einem für die Verpuppung geeigneten Ort. Dazu bleiben die Raupen manchmal im befressenen Samen; meistens verlassen sie ihn aber. Der Feuchtigkeitsgehalt der Umgebung scheint die Suche entscheidend zu beeinflussen (vergl. Kap. 8.1.2). Bei ihrer Wanderung zernagen oder durchbohren die Raupen immer wieder pflanzliches Material. Selbst Papier, Textilien und Holz werden benagt. Schließlich findet die Raupe einen geeigneten Verpuppungsort, der immer eine Art Versteck darstellt, z. B. Ritzen, Spalten, Löcher oder zwischen Blättern, Nadeln, Spreu, Genagsel, Kot und dergleichen (Abb. 37, 44, 59 bis 63 und 67). Solche Orte weisen in der Regel nur geringe Feuchtigkeit auf. Hier legt die Raupe ein Gespinst an, das immer fest mit dem umgebenden Material verklebt wird. Sie spinnt zunächst eine lockere Hülle, in die sie Genagsel und Kot einarbeitet. Dadurch erhält die äußere Kokonhülle eine unauffällige, der Umgebung

angepaßte Färbung und Struktur. Dies könnte eine Tarnung gegen Feinde sein (vergl. Kap. 8.2). An der Innenseite der lockeren Hülle setzt die Raupe den Bau einer festen Gespinströhre fort, die überwiegend aus quer zur Längsachse des Kokons gewobenen Fäden besteht. Der Kokon hat länglich-ovale Gestalt, je nach Raupengröße eine Länge von 14 bis 20 mm und einen Durchmesser von etwa 8 mm.

Nach Fertigstellung des Kokons folgt eine Ruhephase von 2 oder mehreren Tagen. Bereits in dieser Zeit beginnen die Vorbereitungen der Umwandlung zur Puppe. Die Raupe liegt in Längsrichtung und ist in der Länge geschrumpft. In den letzten 24 Stunden vor der Verpuppung, d. h. vor dem Abstreifen der letzten Raupenhaut, nimmt die Larve eine charakteristische Haltung ein: Kopf und Abdomenende beugen sich ventral leicht zueinander; am 1. und 2. Abdominalring entsteht eine schwache Einschnürung. Bei Berührung sind die Reaktionen in diesem Entwicklungsstadium deutlich von denen während der früheren Larvenstadien verschieden: Das Abdomenende führt kreisende Bewegungen aus, wobei der Raupenkörper sich um 180° bis 360° um die Längsachse dreht. Diese Bewegung ist ähnlich der ebenfalls durch Berührungsreize auslösbaren abdominalen Kreiselbewegung der Puppen (Vergl. Kap. 5.3). Unmittelbar vor der Verpuppung wird die Haut besonders an den Brust- und Bauchbeinen zunehmend welk und faltig. Dann platzt die Haut dorsal zwischen dem Kopf und dem ersten Thorakalsegment auf. Unter peristaltischen Bewegungen des Körpers und kreisenden Bewegungen des Abdomens rutscht die alte Haut (Exuvie) mitsamt der Kopfkapsel innerhalb weniger Minuten an das Hinterende der noch weißen, naßglänzenden Puppe. Die Exuvie bleibt oft am Cremaster der Puppe hängen und ist dann noch nach dem Schlüpfen des Falters an der Puppenhülle zu finden.

Die einmal in den Zapfen (Samen, Knospe, Strobilus usw.) eingedrungene Raupe bleibt in der Regel bis zur Verpuppung dort, d. h. sie findet ausreichend geeignete Nahrung, um ihren Entwicklungsfraß abzuschließen. Wie eingangs berichtet, mußten die Raupen zum Zwecke der Kontrolle und Beobachtung immer wieder aus ihrer pflanzlichen Behausung herausgeholt und anschließend an frisches Material gesetzt werden. In anderen Fällen wurden, um die Zucht zu vereinfachen, mehrere Raupen an einzelnen Samen und Zapfen angesetzt, wodurch künstlich eine z. T. stark erhöhte Besatzdichte entstand (vergl. Kap. 8.1 und 8.2). Dadurch kam es immer wieder zu Berührungen der Raupen untereinander, was regelmäßig zu Fluchtreaktionen der beteiligten Tiere und häufig zum Verlassen des Fraßobjektes führte. Dabei wurde folgendes beobachtet:

Raupen aller Entwicklungsstadien sind in der Lage (durch einen auf der Spitze des Labiums gelegenen Ausführgang der Seidendrüsen) Spinnfäden zu produzieren, mit denen sie Kotballen und jede Art von Gagnagel aneinanderheften können. Mit diesem Material füllen sie das Innere des jeweils gerade befressenen Ganges oder Raumes aus, und sie vermögen damit auch zufällig oder durch künstlichen Eingriff entstandene Öffnungen nach außen wieder zu verschließen. Andererseits dient der Spinnfaden als Mittel zur Fortbewegung bei der Wanderung (Nahrungssuche) und bei der Flucht. Die Raupen können sich mit großer Schnelligkeit abspinnen und einen "ins Leere" (Überhang) führenden Weg fortsetzen. Zuweilen reißt der Spinnfaden, vorwiegend bei den "schweren" Raupen des letzten Stadiums, bevor die Raupe auf eine feste Unterlage gelangt, ohne daß die Raupe bei diesem Sturz Schaden nimmt. Die kleinen am Spinnfaden hängenden Eiraupen sind so leicht, daß sie schon von schwachen Luftbewegungen verweht werden können.

Bei Berührung scheiden die Raupen ein Sekret im Bereich der Mundhöhle aus. Die Art des Berührungsreizes scheint dabei nicht von Bedeutung zu sein. Die Sekretion kann künstlich durch leichtes Stoßen mit einem Gegenstand oder durch auf den Raupenkörper herabfallende kleinere Gegenstände wie Nadeln, Zweige

oder Samen hervorgerufen werden und tritt auch bei Begegnung mit irgend einem anderen Bewohner des Fraßobjektes auf. Bei jungen Raupen (Stadien 1 bis 3) hat das Sekret milchig-trübe Färbung und wird in geringer Menge ausgeschieden, bei den älteren Raupen (L4) ist der Sekretrittropfen größer und sieht braun aus. Der Tropfen bleibt meist eine Weile zwischen den Mandibeln haften. Gleichzeitig mit der Sekretion wendet sich die Raupe mit dem Kopf sehr schnell dem Ort der Berührung zu und führt zur Abwehr Beißbewegungen aus. Artgenossen, welche der Raupe zu nahe gekommen sind, werden dabei nicht selten verletzt, was meist ihren Tod zur Folge hat (vergl. Kap. 8.2.5). Folgen dem ersten Berührungsreiz innerhalb weniger Minuten weitere Reizungen, so scheidet die Raupe kein Sekret mehr aus, aber sie wendet sich jeder neuen Berührung zu und beißt. Im übrigen bewirkt jede erste Berührung bereits die Flucht, d. h. die Raupe weicht der Störung aus. Nach den jeweiligen Platzverhältnissen kriecht sie beschleunigt seitwärts von der Störungsquelle weg. Befindet sich die Raupe in einem engen Fraßgang und erfolgte die Störung von vorn, so kriecht sie ein Stück rückwärts, erfolgte die Berührung von hinten, weicht die Raupe durch Vorwärtskriechen aus.

5.3 Biologie der Puppe

Material und Methode: Die aus dem Freiland und aus eigenen Zuchten stammenden Puppen wurden aus dem Pflanzenmaterial und dem Kokon herauspräpariert. Nach Trennung der Geschlechter verblieben sie unter den anfangs beschriebenen Laborbedingungen (Kap. 5) in verschlossenen, jedoch luftdurchlässigen Kästen, aus denen die nach und nach schlüpfenden Falter nicht entweichen konnten. An Puppen, deren Verwandlungsdatum bekannt war, konnte die Entwicklungsdauer bestimmt werden (vergl. Kap. 7).

Nach der Verpuppung beginnt sogleich die anfangs noch feuchte, weiche und glänzende Puppenhaut zu trocknen und sich zu verfärben. Die Pigmentierung setzt zuerst an den Stigmata ein und schreitet dann über die ganze übrige Bedeckung der Puppe fort. Bereits nach wenigen Stunden hat die Puppe eine leuchtend braune Farbe. Diese Farbe behält sie fast während der ganzen Puppenentwicklungsdauer, bis erst gegen Ende die Puppenhülle ein dunkelbraunes, gelegentlich beinahe schwarzes Aussehen bekommt (vergl. Kap. 4.3.1). Dies geschieht meist am 10. bis 12. Tag nach der Verpuppung. Bei 20- bis 40facher Vergrößerung sind in dieser Phase bereits deutlich die dunklen Augen des Falters und Teile des Flügel-musters durch die Puppenhülle erkennbar. Auf künstliche Berührung und bei Wärme- und starken Licht-reizen reagieren die Puppen mit kreisenden Bewegungen des Abdomens (wie sie auch bei der Vorpuppe beobachtet wurden, vergl. Kap. 5.2). Mit dieser Bewegung schieben sich die Puppen kurz vor dem Schlüpfen der Falter ins Freie. Dabei drücken sie mit dem Kopfende das Gespinst und das sie noch umgebende Material durch, indem sie sich mit den dorsalen Dornenreihen und dem Cremaster an der Gespinstinnenwand einstemmen, um den nötigen Gegendruck zu erzeugen. Die untere Hälfte der Puppe bleibt im Gespinst und Pflanzenmaterial stecken (siehe Abb. 60 bis 63). Die Puppe ist jetzt schlüpfbereit.

5.4 Biologie des Falters

Material und Methode: Im Labor wurden die Falter in Käfigen von der Größe 30 x 30 x 60 cm gehalten. Die Käfigwände bestanden aus feiner Drahtgaze (Fliegen-draht). Die Käfige waren in Fensternähe aufgestellt, so daß die Falter Licht im normalen Tagesgang erhielten. In den Käfigen befanden sich kurze Zweige und Zapfen verschiedener Entwicklungsstadien der Araukarie, sowie eine Schale mit Filterpapier, das mit einer Zuckerwasserlösung getränkt war und feucht

gehalten wurde. Die Zahl der gezwingerten Falter richtete sich jeweils nach der Menge der aus den Zuchten erhaltenen Tiere. Sie schwankte somit stark, wobei beide Geschlechter meist zu etwa gleichen Teilen vertreten waren.

5.4.1 Schlüpfen

Die aus dem Gespinst herausgeschobene Puppe entläßt nach kurzer Zeit, gewöhnlich in den Morgen- und Vormittagsstunden, den Falter. Durch Druckbewegungen des schlüpfbereiten Falters bricht die Puppenhülle am Kopfe an den Schlüpfnähten auf. Ein Spalt entsteht dabei regelmäßig dorsal-median auf Pro- und Mesonotum, im übrigen brechen die Nahtstellen der Stirn und des Stirnfortsatzes. Der Falter schlüpft mit schnellen Beinbewegungen aus der aufgeplatzten Puppenhülle und bleibt zunächst auf oder in der Nähe der verlassenen Hülle sitzen, um die noch stummelförmigen Flügel zu strecken. Bereits nach wenigen Minuten bedecken die Flügel das ganze Abdomen. Auch die anfänglich noch gestauchten und am Ende gekrümmten Antennen werden in dieser Zeit zur endgültigen Länge und Form gestreckt. Nach Entleerung des Darms sucht der Falter einen geeigneten Ort auf, um die noch weichen Flügel zu trocknen. Der Falter ist noch nicht flugfähig. Flugversuche (z. B. zur Flucht) bleiben plumpe Sprünge, nach denen der Falter ungeschickt auf dem Boden landet. Der Falter bevorzugt zum Trocknen der Flügel luftige, der Sonne ausgesetzte Orte auf Zweignadeln (Abb. 38). Er stellt dabei die Flügelpaare steil nach oben, so daß die Flügelunterseiten sichtbar werden. Je nach Luftfeuchtigkeit und Temperatur dauert diese Haltung 10 bis 30 Minuten. Danach ist der Falter flugfähig.

Die Tiere fliegen relativ schnell, im freien Raum auf gradlinigen Bahnen, vor Gegenständen und Pflanzen meist im Zick-Zack-Flug, der mit einem schnellen

Niederlassen auf Nadeln, Zapfen und dergleichen endet.

Wenn die schlüpfbereite Puppe sich zu weit aus ihrem Gespinst herausgearbeitet hat, gelingt es dem schlüpfenden Falter nicht immer, sich von der leeren Puppenhülle völlig zu befreien. Dies geschah auch verschiedentlich mit den zur Beobachtung aus dem Gespinst herauspräparierten Puppen (vergl. Kap. 5.3). Wegen des fehlenden Haltes bleibt die Hülle dann meist auf einem der beiden Vorderflügelstecken, der sich dadurch nicht in seine natürliche Form und Größe strecken kann. Das führt zu Mißbildungen, die den Falter in seiner Flugleistung beeinträchtigen. Erfolgreiche Kopulationen und Eiablagen waren solchen Faltern im Labor zwar möglich, doch dürfte die Fortpflanzungschance im Freiland gering sein, da das Fliegen unmöglich und damit die Gefahr vor Feinden erheblich größer ist.

5.4.2 Aktivitätsrhythmus

Beobachtungen an im Käfig gehaltenen Faltern ließen einen tagesperiodischen Aktivitätsrhythmus erkennen. Die Tiere ruhen regelmäßig während der Nacht (nach 18 Uhr bis zum Morgen gegen 10 Uhr). Dabei sitzen sie bewegungslos an den Wänden, auf dem Käfigboden, an Nadeln oder Zapfen. In der Ruhephase liegen die Antennen nach hinten am Körper an (Schlafstellung). Zwischen 10 und 12 Uhr setzt allmählich eine Flug-, Kriech- und Kletteraktivität ein, die sich nach 12 Uhr weiter steigert und bis 18 Uhr anhält. In dieser Bewegungsphase erfolgen bis 12 Uhr noch keine Kopulationen. Die Antennen werden jetzt schräg nach vorn gehalten (Wachstellung).

Die regulären Bewegungsformen während der Bewegungsphase sind:

1. Laufen (auf dem Käfigboden) mit gestrecktem und steilgestelltem vorderen Beinpaar, so daß eine schräge Körperhaltung entsteht.
2. Plötzliches Auffliegen; kurzer, schneller Schwirrflug und anschließendes Niedersetzen auf dem Boden, an der Wand, an Nadeln oder Zapfen usw.
3. Aufwärtsklettern an der Fensterwand.
4. Die Weibchen betasten mit der Legeröhre den Boden und kriechen langsam voran (Eiablage).
5. Die Männchen schwirren gelegentlich mit den Flügeln und drehen sich auf der Stelle, ohne sich vom Boden zu erheben.

5.4.3 Werbeverhalten und Kopulation

Kopulationen finden nur selten vor 14 Uhr statt. Gegen 14 Uhr beginnen die Falter ein Bewegungsspiel, das als "Werbungstanz" bezeichnet werden kann. Von vielen Faltern beiderlei Geschlechts beginnen immer nur zwei bis vier gleichzeitig mit diesem Tanz, während die übrigen an den Käfigwänden hinaufklettern, kurze Schwirrflüge unternehmen und auf dem Boden und an dem Pflanzenmaterial umherkriechen (reguläre Bewegungsformen und Aktivitätsphase).

Durch folgende charakteristische Bewegungen der Männchen und Weibchen unterscheidet sich das Werbeverhalten deutlich von den regulären Bewegungsformen:

5.4.3.1 Verfolgen

Das Männchen folgt einem vor ihm laufenden Weibchen. Fliegt das Weibchen nicht auf, so kann sich dieses Hintereinanderherschreiten über mehrere Dezimeter fortsetzen. Das Männchen folgt dem Weibchen in sehr dichtem Abstand von nur wenigen Zentimetern.

Zwischendurch halten beide wiederholt an.

5.4.3.2 Treiben (Kopfstoßen)

Im Weiterlaufen bewegt sich das Männchen von der Seite her an das Weibchen heran und "stößt" mit dem Kopf und den Antennen seitlich an das Abdomen des Weibchens und unter die Flügel. Wenn das Weibchen kopulationsbereit ist, duldet es das seitliche Kopfstoßen des "treibenden" Männchens ohne aufzufliegen.

5.4.3.3 Schwirren

Während des Treibens schwirrt das Männchen wiederholt mit den Flügeln, ohne sich jedoch vom Boden zu erheben. Dabei werden die tibialen Schuppen am hinteren Beinpaar des Männchens als "große hellgraue Bürsten" (vergl. Kap. 4.4.2.3.1 und Abb. 23a und 23b) sichtbar. Das Schwirren wird häufiger und heftiger, wenn beim gleichzeitigen seitlichen Kopfstoßen das Weibchen nicht flieht. Schließlich biegt das Männchen während des Schwirrens das Ende des Abdomens steil nach vorn, wobei die Position des übrigen Körpers unverändert bleibt.

5.4.3.4 Kopulation

Die Bewegungsabläufe wie Verfolgen, Treiben und Schwirren folgen schnell aufeinander. Sie werden immer wieder und an jeder denkbaren Stelle unterbrochen, fortgesetzt, wieder abgebrochen und neu begonnen. Schließlich erfolgt, oft erst nach mehrfacher Wiederholung dieser Bewegungskette, das Verklammern zur Kopulation. Das bereits beim Schwirren der Männchen nach vorn gebogene Abdomen tastet blitzschnell mit den gespreizten Harpagonen in Richtung auf das weibliche Abdomenende. Unmittelbar

darauf setzen sich beide Tiere hintereinander, die Abdomenenenden miteinander verklammert, die Flügel übereinanderdeckend, meist die des Männchens über den des Weibchens (Abb. 39).

5.4.4 Ort und Dauer der Kopulation

Die Kopulationsdauer reicht von wenigen Minuten bis zu mehreren Stunden. Die meisten Kopulationen dauern 2 bis 3 Stunden, beginnen nach 14 Uhr und enden vor Einbruch der Dämmerung. Nur selten dauern sie über Nacht an. Kopulierende Falterpaare sind schwer aufzufinden, wenn sie auf oder unter Nadeln sowie an Zapfen versteckt sitzen. Nicht selten fallen sie im Verlauf der Kopula nach unten und fangen sich erneut, immer noch in der Kopula verbleibend, an einer tieferen Nadel oder bleiben auf dem Boden des Käfigs sitzen. Während der Kopula sind die Falter gegenüber Störungen weitgehend unempfindlich. Auch bei stärkerer Berührung bleiben beide Falter in Kopula. Sie können gemeinsam kriechend ausweichen. Erst bei häufiger Wiederholung der Störungen kommt es zur Trennung der Falter und damit zum vorzeitigen Abbruch der Kopula. Die Ursache solcher Störungen können auch andere männliche Falter sein, welche die bereits kopulierenden weiblichen Falter in der oben (Kap. 5.4.3) beschriebenen Weise umwerben, dabei aber selbst nicht zur Kopula gelangen.

5.4.5 Häufigkeit der Kopulationen

Die einmal in Kopulation beobachteten Falterpaare wurden gemeinsam in anderen Käfigen isoliert. Dort erfolgte niemals eine zweite Kopulation. Auch nach Trennung der Kopulationspartner separierte Weibchen und Männchen kopulierten nie ein zweites Mal mit anderen, dazugegebenen "jungfräulichen" Geschlechtspartnern.

Danach ist anzunehmen, daß männliche und weibliche Falter in der Regel nur einmal kopulieren. Im Freiland dürfte wegen einer von Natur aus viel geringeren Besatzdichte die Chance zu einer zweiten Kopulation ohnehin viel geringer sein. Dies setzt freilich voraus, daß das Werbe- und Kopulationsverhalten im Freiland ähnlich ist. Für die weiblichen Falter erscheint mir eine wiederholte Kopulation auch deshalb unwahrscheinlich, weil die Weibchen bereits am Tag nach der Kopulation mit der Eiablage beginnen, bei der sie sich von werbenden Männchen nicht mehr stören lassen. Nach der Eiablage sind die Falter sehr geschwächt und kaum noch zu Flügen fähig, so daß eine erneute Kopulationsbereitschaft der Weibchen bezweifelt werden muß. Mehrfachkopulationen der Männchen müssen dagegen für möglich gehalten werden.

5.4.6 Eiablage

Bereits am Tag nach der Kopulation beginnt das Weibchen mit der Eiablage, die wie alle Bewegungsaktivitäten einem tagesperiodischen Rhythmus unterliegt. Zwischen 10 und 18 Uhr fliegt das Weibchen auf Zapfen (Abb. 40) und Zweige oder an beliebige Stellen des Käfigs. Mit den weit herausgestreckten Gonapophysen tastet es die Unterlage ab, wobei das Abdomen steil nach unten gebogen ist.

Bevorzugter Eiablageplatz ist die Oberfläche reifer Zapfen, besonders die basalen Teile in der Nähe der Achse (Abb. 41). Hier findet der Falter, der unter den basalen Zapfennadeln gut geschützt ist, viele Risse und Spalten zwischen den Samen, wo er mehrere Eier ablegt. Auch die Eier genießen hier besonderen Schutz (z. B. gegen Trockenheit; vergl. Kap. 8.1.2), und den Eirauen stehen die günstigsten Möglichkeiten zum schnellen Eindringen in die Samen offen (vergl. Kap. 6.1.1.2 und 6.1.1.3). Weniger häufig werden auch

Nadeloberseiten und -unterseiten, Zweigrinde sowie Strobili und Knospen für die Eiablage gewählt.

Die Eiablage erfolgt ektophytisch, d. h. nicht in das Pflanzengewebe sondern auf die Oberfläche von Pflanzenteilen. Die Form des Eigeleges ist nicht einheitlich: Ein großer Teil der Eier wird einzeln abgelegt. Daneben findet man Eier in kurzen Zeilen oder in Platten (siehe Abb. 3). Die in Zeilen und Platten abgelegten Eier überdecken sich dachziegelartig. Die Längsachse (vergl. Kap. 4.1) aller Eier eines Geleges weist in dieselbe Richtung. Das Weibchen bewegt sich bei der Eiablage in einer Richtung, die Eier werden deshalb "richtungsgleich" abgelegt. Die Eier eines Geleges sind stets zur gleichen Zeit schlüpfbereit, während die Schlüpftermine zweier verschiedener Gelege eines Weibchens deutlich (Stunden bis zu 2 Tage) differieren können.

Die Eiablage erstreckt sich im Labor maximal über 5 Tage, dabei hat das Weibchen in den meisten Fällen bereits nach 2 Tagen über 90 % der Eier abgelegt. Entscheidend für die Geschwindigkeit der Ablage scheint das Angebot günstiger Eiablagestätten zu sein. Insgesamt legt ein Weibchen etwa 100 Eier, aus denen im Labor 40 bis 90 Eirauen schlüpften. Die übrigen Eier zeigten keine Entwicklung. Die durchschnittliche Schlüpftrate lag bei 50 %.

5.4.7 Lebensdauer, Nahrungsaufnahme und Tod

Material und Methode: Falter gleichen Schlüpfdatums erhielten einen eigenen Käfig, so daß bei täglicher Kontrolle das Sterbedatum und damit die individuelle Lebensdauer der Imagines bestimmt werden konnte. Die Lebensdauer bei Nahrungsangebot in Form von Zuckerwasser wurde mit der Lebensdauer ohne Nahrungsangebot verglichen. Daneben fanden auch die klimatischen Bedingungen im Falterkäfig Berücksichtigung.

Die Lebensdauer der Imagines ist je nach Klima, Nahrungsangebot und Geschlecht sehr unterschiedlich und liegt zwischen 2 und 20 Tagen. Unter gleichen Bedingungen ist die Lebensdauer männlicher Falter immer kürzer als die der weiblichen Falter (Verhältnis: 2 zu 3). An warmen Sommertagen mit Tagesmitteltemperaturen um 27°C und einer mittleren relativen Luftfeuchtigkeit von 85 - 90 % sowie ohne Nahrungsangebot leben männliche Falter 2, weibliche Falter 3 Tage. An Tagen mit Durchschnittstemperaturen um 22°C und relativer Luftfeuchtigkeit um 80 % erhöht sich die Lebenserwartung der Männchen auf 3, die der Weibchen auf 5 Tage.

Treffen die Falter beim Herumkriechen und -fliegen auf eine im Käfig aufgestellte Schale mit Rohrzuckerlösung, so verweilen sie dort mehrere Minuten lang. Sie strecken den Rüssel und führen ihn an das mit Zuckerlösung getränkte Filterpapier. Das Trinken erfolgt täglich und wird besonders an heißen Tagen öfter wiederholt. Die Aufnahme von Zuckerwasser verlängert die Lebensdauer der Männchen bis zu 14 Tagen, die der Weibchen bis zu 20 Tagen.

Es ist anzunehmen, daß eine derart lange Lebensdauer nur unter den günstigen Lebensbedingungen im Käfig zu erwarten ist. Bereits nach spätestens 10 Tagen sind die Falter regelmäßig stark "abgeflogen", d. h. die Flügel weisen mehr oder weniger starke Beschädigungen, wie Risse und Löcher auf, die Beschuppung ist stellenweise abgerieben, verschiedentlich fehlen Tarsen oder auch ganze Extremitäten. Diese Verletzungen entstehen nicht nur im Käfig, sondern auch im Freien, wenn die Falter sich zwischen den dicht stehenden, spitzen Araukariennadeln aufhalten. Das sind natürliche Folgen der Bewegungsaktivität. Nach den Beobachtungen ist sicher, daß 10 Tage alte Falter nicht mehr kopulieren und die Weibchen nach dem 6. Lebenstag keine

Eier mehr ablegen.

Zunehmende Bewegungsträgheit kündigt den baldigen Tod an. Schließlich vermag der Falter nicht mehr zu fliegen und kaum noch zu laufen. Auch bei Berührung durch andere Tiere oder mit einem Pinsel zeigt der Falter nur noch selten Ansätze zur Flucht. Heftig bleibt in dieser Sterbephase nur noch die "Wendebewegung": Wird der auf dem Käfigboden sitzende Falter gewaltsam (mit einer Pinzette) auf den Rücken gedreht, dann wendet er sich mit Hilfe von Flügelschlägen schnell um in die normale Sitzstellung.

5.4.8 Bewegungsverhalten des Falters

Bei der Suche nach dem Geschlechtspartner zur Kopulation, der Suche nach günstigen Eiablageorten, bei der Nahrungssuche oder bei der Flucht wechselt der Falter den Aufenthaltsort fliegend, kriechend und kletternd. Die Fortbewegung kann ungerichtet sein, meist ist sie jedoch raumorientiert. In diesem Fall wirken äußere Reize aus der Umgebung auf die Sinnesorgane ein.

In folgenden Kapiteln werden die Ergebnisse einiger Versuche über die Leistung verschiedener Sinnesorgane, die der Raumorientierung dienen, dargestellt. Die Versuche betrafen folgende Leistungen:

1. Wahrnehmung von Licht
2. Wahrnehmung von Wind.

5.4.8.1 Verhalten gegenüber Licht

Material und Methode: Die Versuchseinrichtung bestand aus einem 30 cm langen, schwarzen Papprohr von 7 cm Durchmesser, wie es in Abb. 42 schematisch dargestellt ist. Das eine Ende (A) war lichtdicht verschlossen, während das andere Ende (B) mit Gaze

versperrt war, durch die wahlweise das Licht einer Glühlampe oder das diffuse Tageslicht einfallen konnte. Auf halber Rohrlänge befand sich eine verschließbare Öffnung (C) im Pappmantel zum Einsetzen der Falter in das Rohr. Die Falter konnten das Rohr nicht verlassen. In der Zeit der Bewegungsaktivität (10 bis 18 Uhr) wurden insgesamt 56 Falter einzeln nacheinander in das Rohr eingelassen. 5 Minuten nach dem Einsetzen wurde das Ergebnis des Verhaltens festgestellt und der Falter entfernt.

Die Falter bewegten sich im Versuchrohr teils in kurzen Schwirrflügen, teils kriechend. Bei diffusem Tageslicht am Rohrende B bewegten sich von insgesamt 26 Faltern (je 13 Männchen und Weibchen) 22 (12 Männchen, 10 Weibchen) auf das Rohrende B zu. Die übrigen 4 Falter blieben innerhalb der 5 Minuten in der Nähe des Einlaßloches C sitzen. Kein Falter bewegte sich in den verdunkelten Teil. Auch bei künstlichem Licht (15 Watt-Glühlampe) ergab sich ähnliches: Von insgesamt 30 Faltern (je 15 Männchen und Weibchen) bewegten sich 26 (12 Männchen, 14 Weibchen) zum Licht. Kein Falter wählte das dunkle Rohrende und 4 Tiere blieben sitzen.

Aus dem Käfig befreite Falter flogen bei Tage regelmäßig an das hellere Laborfenster, nicht aber an die gleichzeitig eingeschalteten Glühlampen von 60 Watt.

Gezwungerte Falter hielten sich mit Vorliebe an der dem Fenster (Tageslicht) zugewandten Käfigwand auf (vergl. Kap. 5.4.2).

Die im Labor gehaltenen Falter von *Cydia araucariae* sind folglich positiv phototaktisch. Sie scheinen unter gewissen Lichtwertverhältnissen die hellere von zwei gleichzeitig vorhandenen, verschieden starken Lichtquellen zu bevorzugen.

5.4.8.2 Verhalten gegenüber Wind

Material und Methode: Für diese Versuche wurde ein T-Rohrsystem aus Plexiglas benutzt, wie es in Abb. 43 dargestellt ist. An dem 60 cm langen und 7 cm starken Längsrohr befand sich in der Mitte ein verschließbares Einlaßloch (C) für die Falter. Vom Rohrende D, das mit Gaze versperrt war, führte ein Anschlußschlauch zu einem saugenden Ventilator, dessen Drehgeschwindigkeit und damit die im Rohrsystem erzeugte Windgeschwindigkeit stufenlos zwischen 0 und 6 m/sec regulierbar war. Die Enden A und B des ebenfalls 60 cm langen und 7 cm starken Querrohres mündeten unverschlossen in je einen Käfig, wie er in Kap. 5.4 beschrieben ist. Das T-Rohrsystem lag waagerecht auf einem Tisch und war mit Ausnahme der Öffnungen A und B völlig abgedunkelt. Die vom Ventilator angesaugte Luft drang an den Querrohröffnungen A und B ein. Die im Längsrohr auftretende und somit auf den Falter einwirkende Windgeschwindigkeit wurde bei C mit einem elektrischen Flügelrad-Anemometer der Firma E. SCHILTKNECHT ING. (Zürich, Switzerland) gemessen.

Nach Einlassen der Falter bei C und Verschließen des Eingangsloches herrschte im Längsrohr völlige Dunkelheit, die Falterreaktionen konnten hier nicht durch Licht beeinflußt werden. Erst mit Erreichen des Querrohres gelangten die Falter in den Einfluß des von beiden Rohrenden A und B gleichermaßen einfallenden diffusen Tageslichtes. Aufgrund der positiven Phototaxie (vergl. Kap. 5.4.8.1) bewegten sich die Falter von hier aus in die Käfige an den Rohrenden A und B.

Alle Versuchstiere waren Männchen und nicht älter als 2 Tage. Sie wurden einzeln während der Zeit der Bewegungsaktivität bei C in das Rohrsystem eingelassen, aus dem sie nach 5 Minuten wieder entfernt wurden, sofern sie bis dahin keine Reaktion gezeigt hatten. Mit dieser Versuchseinrichtung wurde die Einwirkung von vier verschiedenen Windgeschwindigkeiten (0, 1,0, 1,6 und 4,0 m/sec) auf die Falter geprüft.

Für die durch das Einlaßloch C in das Rohrsystem eingesetzten Falter gab es drei Verhaltensmöglichkeiten:

1. Keine Fortbewegung, d. h. Sitzenbleiben bei C.
2. Kriechende oder fliegende Bewegung mit dem Wind zum basalen Ende D des Längsrohres.
3. Bewegung gegen den Wind in das Querrohr und von dort durch die Öffnungen A oder B in den jeweils anschließenden Käfig.

Die Ergebnisse sind in Tab. 4 zusammengestellt. Bei abgestelltem Ventilator (Wingeschwindigkeit: 0 m/sec) gelangte von 10 Faltern nur einer ins Querrohr. Zwei Falter hatten sich an das Rohrende bei D heranbewegt, die übrigen blieben am Eingang sitzen oder krochen in Eingangsnähe umher. Es erfolgte keine gerichtete Reaktion. Bei Windgeschwindigkeiten um 1,0 m/sec bewegte sich der größere Anteil (66 %) der Falter gegen den Wind. Auch bei 1,5 m/sec Geschwindigkeit waren es noch 57 %, während schon 11,5 mit dem Wind an die Gaze bei D gelangten. Bei 4 m/sec erfolgte kein Gegenwindflug mehr, der größere Anteil (64,5 %) der Falter gelangte mit dem Wind (wahrscheinlich passiv) nach D. Die Zahl der mit dem Wind fliegenden Falter ist bei 1,0 m/sec noch 0, sie nimmt aber mit steigender Windgeschwindigkeit zu.

Als Ergebnis der Versuche ist folgendes festzuhalten: Ohne Einfluß von äußeren Reizen sind männliche Falter zu gerichteten Bewegungen nicht fähig. Die Falter kriechen und fliegen dann ohne Orientierung umher, wobei einzelne Tiere freilich durch Zufall in Bereiche gelangen, in denen sie Reizen ausgesetzt sind. Von dort setzt sich die Bewegung dann orientiert fort. Luftbewegungen sind für Cydia araucariae mithin raumorientierende Reize, wobei Richtung und Stärke des Windes von Bedeutung sind.

Freisitzende Falter wenden sich unverzüglich mit der Längsachse ihres Körpers in die Richtung des Windes. Zum Fliegen startet der Falter immer gegen den Wind, und auch beim Kriechen hält der Falter das Gegen-den-Wind-gerichtet-sein ein, unabhängig davon, ob die Bewegung vorwärts, seitwärts oder rückwärts erfolgt.

Die Versuche im Windrohr waren als Vorarbeit für Untersuchungen über den Nachweis von Sexualduftstoffen gedacht. Doch sowohl die Laborversuche als

auch Leimtafelfänge im Freiland mit gezwingerten Lockweibchen oder Extrakten blieben, von 2 Anflügen abgesehen, erfolglos. Da auch die Laborversuche keine signifikanten Unterschiede ergaben, gehe ich hier nicht näher darauf ein.

6. Befall und Schaden

6.1 Fraß an generativen Pflanzenorganen

Der Araukarienzapfen stellt den häufigsten Aufenthaltsort und zugleich die wichtigste Nahrungsquelle für die Raupen von Cydia araucariae dar. Zum besseren Verständnis des Befallsverlaufes und des durch die Raupen verursachten Schadens ist es notwendig, kurz auf die Zapfenmorphologie einzugehen.

Der Zapfen ist ellipsoidisch bis kugelig (siehe Abb. 44, 45 und 51) und steht am Ende eines meist kurzen Seitentriebes, der von vielen Nadeln schuppenartig besetzt ist. Das Ende des Seitentriebes und die Zapfenbasis ist unter den Nadeln völlig versteckt. Die Nadeln sind steif, haben eine dreieckige Form und laufen in einer nach oben gebogenen, äußerst scharfen Spitze aus. Die länglich ovale Achse (Spindel) des Zapfens besteht aus einem festen aber schwammigen Gewebe. Die Spindel ist mit mehr als 150 fertilen und sterilen Fruchtblättern (Karpellen) dicht besetzt. Das Karpell ist mit einer Ligularschuppe (PILGER 1926) so verwachsen, daß beide die Samenanlage wie eine "Nußschale" einschließen (im folgenden verwende ich aufgrund der Analogiebeziehung den Begriff "Samenschale" für das mit der Ligularschuppe verwachsene Karpell). Nur an der Stelle der Insertion des Samens mit der Spindel bleibt ein schmaler, offener Spalt (siehe Abb. 46 und 47). Der die äußere Oberfläche des Zapfens bildende Teil der Samenschale hat grüne Farbe, während innerhalb des Zapfens die Schalen weiß sind. Mit dem Reifungsprozeß erfolgt eine Rotbraunfärbung und Verholzung aller Samenschalen. Den Samen umgibt ein dünnes häutiges Integument, das den im frühen Entwicklungsstadium transparenten und weichen, im Reifestadium weißen und festen Endospermkörper umschließt. Eingebettet in das Endosperm liegt der weißgelbe, läng-

lich gestreckte Embryo, dessen zwei Kotyledonen zur Zapfenperipherie weisen, und dessen Radikula durch die Mikropyle zum Spalt der Samenschale an der Spindelinsertion (Wurzelporus) strebt (Abb. 46 und 47). Alle Samen sind spiralg um die Spindel angeordnet und bilden einen fest zusammengefügteten Komplex.

Da der Zapfen in jedem Stadium seiner Entwicklung von den Raupen befallen wird, ist auch eine kurze Beschreibung der Zapfenentwicklung notwendig.

Die Araukarienblüte ist eingeschlechtlich, der Baum selbst ist diözisch, d. h. es gibt männliche und weibliche Araukarien. Die weiblichen Blüten sind im Juni (Winter in der südlichen Hemisphäre) eines jeden Jahres in einer verschlossenen Knospe angelegt und äußerlich durch ihre Größe deutlich von den vegetativen Sproßanlagen zu unterscheiden. Bis September öffnet sich die Knospe und die Blüte wird bestäubt. In den folgenden 18 bis 20 Monaten wächst aus der bestäubten Blüte unter stetiger Größenzunahme der Zapfen heran. Die folgenden Werte ergaben sich nach Messung einiger Zapfen:

Zeitpunkt (Monat)	Alter (Monat)	mittlerer Durchmesser (cm)
Oktober	1	1
Januar	4	4,5
Juni	9	8
September	12	9
März	18	20

Seltener als die weiblichen Blüten und Zapfen werden die männlichen Blütenstände - im folgenden "Strobili" genannt - von den Wicklerraupen befallen. Auf den männlichen Bäumen ist die noch geschlossene Blütenknospe kaum größer als die Knospe einer Sproßanlage. Im Juli besitzen die kerzenförmigen, aufrecht

stehenden und noch grünen Strobili eine Länge von etwa 6 cm. Bis zum September strecken sie sich bis zu einer Länge von 10 bis 12 cm bei einem Durchmesser von etwa 2 cm (Abb. 48, 49, 64, 65, 66 und 67). Dann reifen die Strobili. Während die Staubblätter (Stamina) vorher einen festen, lückenlosen Verband um eine schlanke Spindel bildeten, lösen sie sich jetzt mit zunehmender Austrocknung voneinander und geben den Pollen aus den Pollensäcken frei. Ähnlich wie die Zapfen sind auch die Strobili an der Basis von einem dichten Kranz enganliegender Nadeln umgeben (Abb. 49).

6.1.1 Fraß an weiblichen Blüten- und Fruchtständen

In allen Entwicklungsstadien der weiblichen Araukarienblüte, von der Blütenanlage über die bestäubte Blüte, in jedem Reifungsstadium des Zapfens bis zum auseinanderfallenden vollreifen Zapfen mit keimfähigen und z. T. bereits keimenden Samen finden die Raupen von *Cydia araucariae* unterschiedlich geeignete Nahrung.

6.1.1.1 Fraß an weiblichen Blütenanlagen

Die bereits im Juni in einer fest verschlossenen Knospe vorhandene Blütenanlage wird von der Eiraupe angenommen (Abb. 50). Der Befall verläuft ähnlich wie bei vegetativen Knospen (vergl. Kap. 6.2.3). Die junge Raupe dringt zwischen den peripheren Knospennadeln in die darunterliegenden Nadeln ein oder perforiert die äußeren umhüllenden Nadeln. Meist durchbohrt sie die Nadelbasis, die im Gegensatz zur apikalen Nadelspitze aus relativ weichem, fleischigem Parenchymgewebe besteht. Im Parenchym verursacht die junge Raupe einen Fraßplatz bzw. eine Fraßkammer. Von außen sind dann bräunliche Kotkrümel

zwischen partiell angefressenen und an der Basis perforierten Nadeln zu sehen, die mit Spinnfäden locker zusammenhängen. Mit fortschreitender Larvenentwicklung nimmt die Freßleistung zu. Die Raupe dringt nun in tiefere Nadelschichten vor, bis sie das Innere der Knospe erreicht und völlig ausfrißt und dabei die Blütenanlage vernichtet. In den umhüllenden Nadeln, die sich nach einiger Zeit braun verfärben und vertrocknen, trifft man eine große Menge zusammengedrückten Kotes und eine ausgewachsene L4-Raupe an.

Fressen anfangs mehr als eine L1-Raupe in nur einer Knospe, so erreicht trotzdem nur selten mehr als eine Raupe je Knospe das L4-Stadium. Schwächere und jüngere Konkurrenten werden durch häufige Berührung vertrieben oder - was wohl öfter geschieht - durch Bisse verletzt. Derartige Verletzungen führen meistens zum Tod der Raupe (vergl. Kap. 8.2.5).

Häufig beschränkt sich der Raupenfraß an weiblichen Blütenanlagen auf die basalen Nadelpartien, wobei die Blüten selbst unversehrt bleiben. Ein solcher, die weitere Entwicklung der Frucht nicht störender Befall kann besonders dann beobachtet werden, wenn der Baum auf den Fraß durch starken Harzfluß reagiert. Diese Abwehrreaktion kann die Raupe vertreiben oder führt zu ihrem Tod, indem sie im Harz erstickt. Die Verletzungen "vernarben" und sind von einer Schicht erhärteten Harzes überdeckt. Diese Stellen eines früheren Befalles werden von dem sich nach der Bestäubung der Blüte entwickelnden Zapfen nicht vollkommen überwallt oder geschlossen, sondern bleiben z. T. als abestorbener, nekrotischer Gewebekomplex im basalen Zapfenbereich erhalten. Infolge des Größenwachstums der Zapfen treten an den Grenzen zwischen gesundem und totem Gewebe Risse und Spalten auf, die den Zapfen für einen Neubefall durch Raupen

von Cydia araucariae oder andere Schadinsekten prädisponieren.

6.1.1.2 Fraß an unreifen Zapfen

(Abb. 45, 51, 52 und 53)

Auch bei unreifen Zapfen dringen die Eiraupen bevorzugt in den basalen Zapfenbereich ein, der von dichtstehenden Nadeln überdeckt wird. Wenn bereits Spalten und Risse von einem früheren, vernarbten Befall vorhanden sind, erleichtert dies den Raupen das Eindringen. Der Fraß von L1-Raupen ist in diesem Fall äußerlich nicht oder nur schwer erkennbar. Dagegen produzieren ältere Raupen beim Eindringen in die Risse im Bereich der Zapfenbasis soviel Kot, daß der Befall am Zapfen von außen mit Sicherheit erkannt werden kann.

Öffnet man den unreifen Zapfen im Längs- oder Querschnitt, so bietet sich folgendes Bild: L1-Raupen und ältere Raupen befressen die noch kleinen Samen an jeder beliebigen Stelle, nachdem sie zwischen zwei Samen in den Zapfen eingedrungen sind. Die Samenschale ist noch sehr weich, es gelingt daher jedem Raupenstadium mit Leichtigkeit, diese zu durchnagen. L1-Raupen dringen aufgrund ihrer geringen Größe vollständig in den Samen ein und finden in dem noch sehr kleinen, glasigen Endospermkörper fertiler Samen reichlich Nahrung. Meist verzehren sie das Endosperm restlos. Sie verlassen dann den Samen in einem neu angelegten Ausgangsloch und dringen unmittelbar gegenüber in den benachbarten Samen ein. Die Samen eines 4 Monate alten Zapfens sind bereits so groß, daß eine als L1-Raupe eingedrungene Larve genügend Nahrung findet, um hier noch die erste Häutung durchzuführen. Sie verläßt erst als L2-Raupe den Samen. Mit zunehmender Entwicklung steigt auch

der Nahrungsbedarf. Das Endosperm im Samen eines 4 Monate alten Zapfens reicht einer L2-Raupe nicht mehr aus, um in ein und demselben Samen das 3. Larvenstadium zu erreichen. Sie durchnagt immer wieder die seitlichen Samenwände und dringt nacheinander in mehrere Samen ein. Dabei trifft sie naturgemäß häufig auch auf sterile Samen, die kein Endosperm enthalten. In diesen Fällen setzt die Raupe ihre Bohrtätigkeit unmittelbar fort, so daß ein gewundener, oft mehrere Zentimeter langer Gang im Zapfen entsteht, bis die Raupe wieder einen endospermhaltigen Samen findet. Gelegentlich ist auch ein verschwenderischer Fraß in fertilen Samen zu beobachten: Ein nur wenig angefressener Samen wird wieder verlassen, und die Raupe bohrt den Gang weiter. Der Fraßgang führt immer dicht an der Spindel entlang. Er ist mit anfangs hellbraunen bis okergelben Kotballen gefüllt, die sich später dunkel färben und trocken werden. Die Fraßtätigkeit der L3- und L4-Raupen führt zu ähnlichen Bildern, aufgrund ihres gesteigerten Nahrungsbedarfes und ihrer Körpergröße sind die Fraßgänge jedoch in diesen Stadien erheblich größer und der Anteil zerfressener Samen im Zapfen bei gleichem Raupenbesatz bedeutend höher.

Der physiologische Zustand des befallenen Zapfens ist von großer Bedeutung für das Fraßverhalten. Ein frischer, noch grüner Zapfen bietet den Raupen eine weitaus bessere Nahrung als ein vor geraumer Zeit abgeschnittener und schon weitgehend ausgetrockneter, verpilzender Zapfen. Nicht allein durch das Abschneiden der Zapfen und deren Lagerung im Labor verringert sich die als Raupennahrung geeignete pflanzliche Substanz. Infolge der Zerstörung einzelner Zapfenbereiche durch Raupenfraß erleiden auch die noch unversehrten Teile eines Zapfens dadurch Schaden, daß sie sich nicht normal weiterentwickeln können,

mit Pilzsporen infiziert werden und schneller verderben. Der Fraß einer einzigen Raupe an einem 4 Monate alten Zapfen führt bereits zum Absterben eines bedeutenden Teiles der fertilen und sterilen Samen. Selbst an nur einer kleinen Stelle befressene Samen entwickeln sich nicht weiter sondern sterben ab, werden nekrotisch und trocknen ein. Bereits drei bis vier Raupen, die gemeinsam an einem solchen Zapfen fressen, vernichten im Laufe ihrer Entwicklung alle Samen. Der Zapfen wird in wenigen Wochen braun und vertrocknet. Dabei können die drei bis vier Raupen ihre Entwicklung abschließen, d. h. es bleiben gerade soviele Samen zur Nahrung tauglich, wie die Raupen bis zum Erreichen des Vorpuppenstadiums (vergl. Kap. 5.2) benötigen.

Dringen in einen 4 Monate alten Zapfen mehr als vier Raupen ein, schreitet die durch den Fraß verursachte Samenvernichtung viel schneller fort; und die Ernährungsbedingungen verschlechtern sich rascher, als die Entwicklung der Raupen vorangeht. Dann stellt sich bald eine Situation ein, in der die letzte taugliche Nahrung verzehrt bzw. vernichtet ist, die Raupen aber den Entwicklungsfraß noch nicht beenden konnten und sich noch im 2. und 3. Larvenstadium, bei besonders hohem Raupenbesatz sich gar noch im L1-Stadium befinden. Durch Verzehr von abgestorbenem und verrottendem Material erhalten die Raupen eine dunkle, graue, manchmal braune Körperfarbe. Häufig treten Hungerformen auf; das sind Raupen, deren Körper hinter einem normal ausgebildeten Kopf in Länge und Breite zusammengeschrumpft sind. Viele dieser Raupen gehen zugrunde.

Wenn die Samen eines befallenen Zapfens durch Austrocknung für die Ernährung der Raupen ungeeignet geworden sind, suchen die Raupen die noch feuchten Teile des Zapfens auf. Im allgemeinen bleibt die

Spindel bei solchen Befallserscheinungen länger feucht. Deshalb wird das feste und poröse Spindelgewebe bei starkem Befall von vielen Raupen aller Entwicklungsstadien besetzt. Sie bauen dort Gänge (Abb. 51) in der gleichen Weise wie in den Samen, doch hat das Spindelgewebe keinen so hohen Nährwert wie etwa das Endosperm gesunder Samen. In der Spindel fressende L1- und L2-Raupen erreichen nur selten das Puppenstadium, vor allem dann, wenn die Verpilzung und Verrottung des Zapfens auf diesen Teil übergegangen ist. In der Spindel lebende L3- und L4-Raupen benötigen eine auffallend längere Entwicklungszeit bis zur Verpuppung als Vergleichstiere in frischen und gesunden Zapfen und Samen. Trocknet auch die Spindel aus, bevor die Raupen die Verpuppungsreife erreicht haben, gehen die Raupen infolge Nahrungs- und Feuchtigkeitsmangels zugrunde.

Verpuppungsreife Raupen benötigen die Feuchtigkeit des sie umgebenden Substrates nicht mehr. Da sie keine Nahrung mehr aufnehmen, kann das Material trocken und hart sein. Im Gegenteil, die vor der Verpuppung stehenden Raupen bevorzugen eine trockenere Umgebung (vergl. Kap. 8.1.2). So verpuppt sich die Raupe in durch starken Befall völlig vernichteten Zapfen zwischen den trockenen braunen Samenresten im Innern des Zapfens dicht an der Peripherie (Abb. 60). Sie liegt dabei mit dem Kopfende nach außen im Gespinst. Häufig findet die Verpuppung im Bereich der Zapfenbasis zwischen Zapfenachse und den diese umgebenden sterilen Samen sowie zwischen den Basisnadeln statt. Zapfen, die durch nur schwachen Befall weitgehend gesund geblieben sind, bieten den Raupen ungünstigere Verpuppungsbedingungen. Man findet sie in den partiell toten Bereichen zwischen abgestorbenen Samen, zwischen den Basisnadeln und nicht selten außerhalb des Zapfens auf der Peripherie zwischen den lanzettlich spitzen und scharf nach unten gebogenen Samenspitzen, dann allerdings in noch saftigem, frischen Gewebe.

6.1.1.3 Fraß an 18monatigen und älteren Zapfen (reife Zapfen)

Nach Abschluß des Größenwachstums der Zapfen erhärtet die Samenschale innerhalb weniger Wochen. Durch Trocknung entstehen zwischen den Samen zunächst mehr oder weniger grobe Spalten. Schließlich löst sich der Zapfenkomplex, der Zapfen platzt auseinander und die Samen fallen zu Boden.

Vor dieser letzten Reifungsphase sind die Zapfen dicht und fest geschlossen, so daß die Eirauen nicht leicht eindringen können. Dort, wo ihnen das gelungen ist, sind kleine Häufchen grünlichen Genagsels und Kot zu sehen (Abb. 41). Am häufigsten gelingt es den L1-Rauen in diesem Stadium der Zapfenreifung, die Zapfenbasis zu befallen, wie es bereits an jüngeren Zapfen beschrieben ist (Kap. 6.1.1.2). Nekrotische, tote Gewebepartien an der Zapfenbasis als Folge eines früheren Befalls begünstigen den Neubefall. Zudem ist die empfindliche Eiraupe unter den Basisnadeln besser geschützt als an der freien Peripherie des Zapfens. Möglicherweise dienen die Basisnadeln der Raupe als Widerlager bei der Einbohrarbeit.

Nach dem Eindringen in den Zapfen bewegt sich die Eiraupe zwischen den Samen in Richtung auf die Spindel zu. Die meisten Raupen erreichen die Spindel dort, wo die Karpelle inserieren. Hier treffen sie auf den Wurzelporus (vergl. Kap. 6.1), der einen Schlitz von maximal 2 mm Breite darstellt. Die Eirauen können mit Leichtigkeit durch den Wurzelporus in den Samen eindringen (Abb. 47). Das den Endospermkörper umhüllende Integument bietet den Eirauen keinen nennenswerten Widerstand; es wird meist direkt hinter dem Wurzelporus im Bereich der Mikropyle perforiert. Das bei der Perforation des Integuments entstehende braune Genagsel ist sehr fein und bildet ein kleines Häufchen am Rand des Bohrloches. Beim Eindringen der Raupen

in den Wurzelporus ist keine den Weg behindernde pflanzliche Gewebeschicht zu durchnagen, es dauert deshalb nur kurze Zeit. Dabei fällt auch kein Genagel oder Kot an. Die Beurteilung eines solchen Samens auf Befall oder Nicht-Befall ist zu diesem Zeitpunkt deshalb von außen nicht möglich. Sie erfordert eine Präparation, bei der die Samenschale entfernt wird.

Die eingedrungene Raupe setzt ihren Fraßweg meist im Embryo fort. Sie führt einen Gang in Richtung der Kotyledonen, wobei sie nur selten tiefer in den Embryo eindringt (Abb. 37a und 54). Bei der Präparation findet man einen mit hellgrauen bis weißen Kot gefüllten Fraßgang, der an der Peripherie des Embryos entlang führt. Das Endosperm wird oft erst nach der Häutung zum L2-Stadium befressen, indem die Raupen den Embryo seitlich verlassen (Abb. 37b). Von nun an verlaufen die Fraßgänge in unregelmäßigen, ungeordneten und verschlungenen Linien durch den ganzen Samen, wobei das Endosperm nicht verlassen wird. Die Fraßwege führen gelegentlich dicht unter dem Integument entlang, das aber nicht durchbohrt wird. Dagegen kommt es vor, daß der Samen-Embryo erneut befressen wird.

Die Raupen vermeiden es, in alte Gänge einzudringen. Dies ist besonders an Samen zu erkennen, die gleichzeitig durch zwei oder mehrere Raupen befallen sind. Bei Begegnung mit Fraßhohlräumen und Kontakt mit Raupenkot ändern die Raupen die Fraßrichtung und setzten ihren Weg in dem noch unbefressenen Material fort. Fraßgangstärke, Freßleistung und Kotmenge steigen in dem Maße, wie die Larvalentwicklung fortschreitet. Während die L3-Raupen außer den Gängen bereits kleinere Hohlräume anlegen (Abb. 37c), ist bei den L4-Raupen nach kurzer Zeit kein eigentlicher Gang mehr zu erkennen. Vielmehr entstehen hier große Hohlräume, die mit Kot gefüllt sind. (Abb. 37d und e). Im letzten Raupenstadium fressen die Schädlinge bevorzugt

in dem dickeren Endospermteil, der im Zapfenkomplex weiter außen liegt (Abb. 56). In diesem Bereich durchnagen die verpuppungsreifen Raupen das Integument und die Samenschale, um entweder für die spätere Puppe im Samen bereits einen Ausgang vorzubereiten (Abb. 61), oder um den Samen vor der Verpuppung zu verlassen (Abb. 44b und d).

Seltener als durch den Wurzelporus dringen die L1-Raupen auch durch die erhärtete Samenschale in den Samen ein. Dies ist leicht und ohne Präparation an dem nur 0,3 mm großen, ovalen Einbohrloch mit seinem feinen, braunen Genagsel zu erkennen. Der weitere Weg dieser Raupen führt nicht direkt in den Embryo: In der Nähe der Eindringstelle durchbohrt die Raupe das Integument und beginnt darunter einen Plätzefraß im Endosperm (Abb. 58). Der Fraß bleibt oberflächlich, die Raupe dringt nicht tiefer in das Endosperm ein. Erst im L2-Stadium ruft die Raupe ein Fraßbild hervor, wie es für die durch den Wurzelporus eingedrungene Raupe beschrieben wurde.

Eine einzige Raupe vernichtet immer große Teile des Endosperms, das eigentlich dem Keimling in den ersten Wochen nach der Keimung als Nahrung dienen soll. Auch der Embryo wird zumindest teilweise befressen. Der Grad der Schädigung hängt davon ab, welche Teile des Samens betroffen sind. Eine Zerstörung der Plumula mit dem Vegetationskegel, der Anlage für die spätere Sproßachse, führt stets zum Tod des pflanzlichen Organismus. Wenn nur die Radikula oder das Hypokotyl seitlich leicht verletzt wird und die Raupen die Kotyledonen lediglich oberflächlich befressen haben, können sich trotz des Befalls noch lebensfähige Jungpflanzen entwickeln. Diese bleiben aber gegenüber Pflanzen aus gesunden Samen im Nachteil, da das Nährgewebe des Endosperms zum Teil vernichtet wurde. Seitliche Verletzungen an der Wurzel und dem Hypokotyl führen zu Deformationen des späteren Keimlings (Abb. 57).

Wenn ein reifer Samen von zwei (Abb. 37e, 44f und 55) oder mehr Raupen gleichzeitig befallen wird, verliert der Samen jegliche Keimchance, weil dann mindestens eine Raupe lebenswichtige Organe des Samens-Embryos, vor allem den Vegetationskegel, zerstört.

6.1.1.4 Fraß im einzelnen reifen Samen nach Auflösung des Zapfenkomplexes

Solange der Befall bereits erfolgt war, bevor der Zapfen auseinandergefallen ist, zeigt der Schadverlauf die gleichen Merkmale, wie sie im Kap. 6.1.1.3 beschrieben sind. Unter den folgenden Umständen kommt es aber auch zum Befall an vereinzelter, reifen Samen:

Eirauen aus Eiern, die auf der Oberfläche des noch am Baum hängenden Zapfens abgelegt wurden, unterliegen nach der Vereinzelung der Samen einer hohen Mortalität, da ihnen das Eindringen in die Samen selten gelingt. Das Auffinden des Wurzelporus oder die Perforation der jetzt ziemlich harten Samenschale erfordert viel Zeit, in der die Raupen den ungünstigen Einflüssen der Umwelt ausgesetzt sind (z. B. Trockenheit; vergl. Kap. 8.1.2). Sind die Eirauen erfolgreich, rufen sie ein Schadbild hervor, das dem in Kap. 6.1.1.3 beschriebenen gleicht.

Bei Störungen, wie zum Beispiel durch die beim Transport von Saatgut mit Kraftfahrzeugen auftretenden Erschütterungen und infolge des mit der Ortsveränderung zusammenhängenden Klimawechsels (Feuchtigkeit und Temperatur; vergl. Kap. 8.1.2 und 9.3.1.2) oder bei der Einlagerung des Araukarien-Saatgutes in Kühlräume verlassen viele Raupen den Samen. Es handelt sich hierbei ausschließlich um Raupen des L4-Stadiums, von denen ein Teil noch nicht verpuppungsbereit ist. Unter günstigen Klimabedingungen können sich

diese Raupen erneut in andere Samen einbohren, wovon befallene und unbefallene Samen gleichermaßen betroffen sind. Die L4-Raupen wählen dazu nicht den Eingang durch den Wurzelporus (Abb. 37f), sie durchnagen vielmehr die harte Schale an den Kontaktstellen zweier aneinanderliegender Samen oder dort, wo die Samen die Sackwand oder den Boden berühren. Die Raupen benötigen ein Widerlager, das den für die Einbohrarbeit notwendigen Gegendruck bietet. Gelegentlich scheinen sich die Raupen das Widerlager selbst herzustellen, indem sie auf der Außenseite der Samenschale eine feste Gespinsthülle anfertigen, die mit oberflächlich abgenagten Schalenpartikeln durchsetzt ist und deshalb braun aussieht. Unter diesem "Zelt" können die Raupen ein Loch in die Samenschale beißen. Im Durchmesser gleicht das Einbohrloch den Ausbohrlöchern. Der Fraß einer solchermaßen eingedrungenen Raupe erstreckt sich auf jeden beliebigen Teil des Samens. Oft wird dabei der Embryo vernichtet. Auch die Verpuppung findet nicht mehr bevorzugt im peripheren Teil des Endosperms statt. Puppen und Ausbohrlöcher sind an jeder Stelle des Samens zu finden.

6.1.2 Fraß an männlichen Blütenständen (Strobili)

An noch grünen und unreifen Strobili (4 bis 10 cm lang) wurde in der Zeit von Mai bis August im Freiland kein Raupenfraß von Cydia araucariae festgestellt. Im Labor konnte jedoch ein Befall in diesem Blütenstadium künstlich durch Ansetzen von Raupen hervorgerufen werden. Im Oktober und November waren dagegen auch im Freiland einige Raupen von Cydia araucariae an den zu dieser Zeit blühenden Strobili zu beobachten.

An den Blütenständen konnte der Fraßweg rekonstruiert werden (Abb. 48, 64, 65 und 66): Die Raupe dringt am Grunde des Blütenstandes unter den Basisnadeln

und zwischen den Staubblättern ein und frißt sich bis zur Achse vor, in der sie sowohl nach oben zur Spitze als auch nach unten in Richtung der Zweigachse miniert. Auch die Basis der Staubblätter wird befressen. Die Stroboli sind zu diesem Zeitpunkt bereits beim Stäuben des Pollens oder haben dies schon beendet. Dieser Raupenfraß stört daher nicht die Pollenentwicklung und -verbreitung. Der im Labor an jungen, unreifen Strobili durch künstlich angesetzte Raupen hervorgerufene Schaden führte dagegen immer zum Totalausfall der männlichen Blüte.

Die Verpuppung findet zwischen den trockenen Stamina (Abb. 67), zwischen den Basisnadeln oder unter der Zweigrinde statt.

Häufiger als Cydia araucariae tritt Cydia II an den Strobili auf, Cydia III dagegen seltener. Die von den drei Cydia-Arten an Strobili verursachten Schadbilder lassen keine artbedingten Unterschiede erkennen.

6.2 Fraß an vegetativen Pflanzenorganen

Der Fraß an vegetativen Pflanzenorganen wie Nadeln, Knospen und Sproßachsen ist zwar seltener als an Zapfen oder Samen, kommt aber bei Massenvermehrung auch häufig vor.

6.2.1 Fraß an Nadeln

Bei starkem Befall von jungen, unreifen Zapfen dringen die Eiraupen von dem basalen Nadelkranz aus nicht nur in den Zapfen ein (vergl. Kap. 6.1.1.2), sondern sie durchbohren und befressen auch die Nadelfüße der basalen und der darunter befindlichen Nadeln. Hier sind die Nadeln mit besonders dickem Parenchymgewebe ausgestattet, in dem L1- und L2-Raupen bequem Platz finden. Durch das verzehrte Parenchym

haben die Raupen ein grünliches Aussehen. Die ausgefressenen Hohlräume zwischen den Epidermen sind mit dunkelgrünem Kot ausgefüllt. Spätestens im L3-Stadium verlassen die Raupen die Nadeln und suchen andere Fraßorte auf wie Triebe, Zapfen, Knospen usw. Der Rest der befreßenen Nadeln, meist die Spitze, wird braun und vertrocknet.

Bei hoher Befallsdichte findet man die weißen Puppengespinste auf und unter der Nadel (Abb. 44e und 75).

6.2.2 Fraß in der Sproßachse

Infolge raschen Austrocknens befallener junger, unreifer Zapfen werden die Samen als Raupennahrung untauglich. Auch in der noch länger feucht bleibenden Spindel treffen die Raupen auf nicht ausreichende Nahrung (vergl. Kap. 6.1.1.2). Schließlich trocknet auch die Spindel aus. Nur die schon teilweise verholzte Triebachse, an deren Ende sich der vertrocknete Zapfen befindet, weist dann noch etwas feuchtes weicherer Gewebe unter der Rinde auf. In dieses können sich einige Raupen (überwiegend im L4-Stadium) einbohren. Manchmal dringen auch die Raupen seitlich in die Triebachse ein, die vorher im Parenchym der Nadelfüße (vergl. Kap. 6.2.1) gefressen haben (Abb. 49). Wenn die Raupen in der Sproßachse durch die zunehmende Trockenheit und Verhärtung des Gewebes nicht zugrunde gehen, verpuppen sie sich am gleichen Ort (Abb. 59), nachdem sie ein Schlüpfloch für die Puppe in der Rinde vorbereitet haben.

6.2.3 Fraß in den Knospen

Die Raupen befreßen die Nadelfüße der die Knospen umgebenden Nadeln (Abb. 59). Diese Nadeln besitzen eine zarte Epidermis und eine nur dünne Kutikula, so daß die Raupen an den Nadeln leicht größere Teile

herausbeißen können. Sie fressen zwar nur kurzzeitig an diesen Nadeln, der Fraß ist aber verschwenderisch, weil die an der Basis befressenen Nadeln absterben. Nach kurzer Zeit dringt die Raupe durch die enganeliegenden, weichen Nadelanlagen ins Innere vor und zerstört die Knospe. Nur die inzwischen nekrotisch gewordenen Hüllnadeln umgeben den von dunkelgrünem Kot ausgefüllten Innenraum der ausgefressenen Knospe. Die Puppe findet man zwischen den trockenen Hüllnadeln.

In der Regel kommt in einer Knospe nur eine Raupe vor. Kleine vegetative Knospen bieten nicht einmal einer einzigen Raupe genügend Nahrung bis zum Erreichen des Puppenstadiums. Dann bohrt sich die Raupe nach der Vernichtung der Knospe nach unten in die Sproßachse ein, wo sie ihren Reifungsfraß beendet (vergl. Kap. 6.2.2).

Die Raupe von Cydia III ist in den Knospen häufiger anzutreffen als Cydia araucariae, Cydia II dagegen seltener. Das Schadbild der drei Arten unterscheidet sich nicht.

7. Entwicklungsdauer und Zahl der Generationen

Für Untersuchungen über den Massenwechsel (Kap. 8) war die Zahl der jährlich möglichen Generationen bei Cydia araucariae von Interesse. An den im Freiland angestellten Beobachtungen ist das schwer zu beurteilen (vergl. Kap. 5), die mögliche Generationenzahl läßt sich jedoch aus der Entwicklungsdauer der Generationen zu den verschiedenen Jahreszeiten berechnen. Wichtige Faktoren individueller Entwicklungsbedingungen sind neben anderen vor allem das Klima und die Ernährungssituation. Dabei kommt der Entwicklungstemperatur die größte Bedeutung zu, wie aus zahlreichen Untersuchungen bekannt ist (ZWÜLFER 1934).

Die endophage Lebensweise der Raupen erschwert eine Bestimmung der Entwicklungsdauer der einzelnen Larvenstadien. Da die Raupen nicht direkt beobachtet werden können, müssen sie von Zeit zu Zeit aus dem Nährsubstrat herauspräpariert und damit gestört werden. Die Dauer des Puppenstadiums ist dagegen leicht und genau zu ermitteln.

Material und Methode: Aus einem großen Raupenkollektiv wurden täglich die neuen Puppen aussortiert, mit dem Verpuppungsdatum versehen und isoliert aufbewahrt. Die tägliche Kontrolle der aus diesen Puppen geschlüpften Falter lieferte die Puppendauer (Abb. 68a und b).

Ähnlich genau ist auch die Eientwicklung zu bestimmen, wenn der Zeitpunkt der Eiablage genau bekannt ist. Zu der am Tage nach der Kopulation beginnenden Eiablage (vergl. Kap. 5.4.6) wurde dem Weibchen ein geeignetes Eiablageobjekt in den Käfig gegeben und noch am selben Tag nach der Aktivitätsphase (vergl. Kap. 5.4.2) wieder entfernt. Durch tägliche Kontrolle der Eier ließ sich die Entwicklungsdauer exakt ermitteln (Abb. 69a und b).

Die Entwicklungsdauer der einzelnen Larvenstadien mußte stichprobenartig untersucht werden. Den an einem Tag geschlüpften Eiraupen wurde geeignete Nahrung in ausreichendem Umfang angeboten, so daß eine Fraßkonkurrenz weitgehend ausgeschlossen war:

Je reifen Samen wurde eine Eiraupe (vergl. Kap. 5.2), je reifen Zapfen etwa 15 Eirauen angesetzt. Die Samen waren vorher befallsfrei. Von Zeit zu Zeit wurden wechselnde Anteile dieser mit Raupen besetzten Samen und Zapfen geöffnet und die erreichten Entwicklungsstadien anhand der Kopfkapselbreiten festgestellt. Die ermittelten Häufigkeiten der Stadien wurden in Prozente umgerechnet und dadurch untereinander vergleichbar (Tab. 7 und 8).

Zur Ermittlung der gesamten Entwicklungsdauer von der Eiablage bis zum Falterschlüpfen wurden die Entwicklungszeiten der Teilprozesse summiert (Tab. 5). Dieses Ergebnis wurde durch die Untersuchung der Gesamtentwicklungsdauer bei durchlaufender Zucht überprüft: Zapfen mit genau bekanntem Zeitpunkt der daran abgelegten Eier blieben bis zum Schlüpfen der Falter ungestört ohne Zwischenkontrollen (Abb. 70a und b).

Ein im Labor am Zuchtplatz befindlicher Thermo-Hygrograph registrierte das während der Entwicklung herrschende Klima. Die nach

$$T_m = \frac{T_7 + T_{14} + 2 T_{21}}{4}$$

errechneten mittleren Tagestemperaturen wurden für den Entwicklungszeitraum gemittelt. Für die Bestimmung der mittleren Luftfeuchtigkeit gilt entsprechendes.

Die Untersuchungen über die Entwicklungsdauer fanden jeweils einmal im Sommer in der Zeit vom 9. XII. bis 18. II. und im Herbst in der Zeit vom 23. II. bis 25. V. statt.

Der Versuch zur Bestimmung der Gesamtentwicklungsdauer bei durchlaufender Zucht (Abb. 70a) während des Sommers mußte nach dem Schlüpfen der ersten Falter abgebrochen werden, da eingedrungene räuberische Ameisen die Zucht vernichtet hatten (vergl. Kap. 8.2.3). Die nach 34 Tagen geschlüpften 3 Falter repräsentieren in diesem Versuch die frühesten Entwickler bzw. die kürzeste Entwicklungsdauer der vernichteten Zucht von etwa 150 Tieren.

In Tab. 5 ist die ermittelte Entwicklungsdauer der Teilprozesse und deren Summe der Gesamtdauer bei durchlaufender Zucht für Sommer und Herbst gegenübergestellt. Die Werte der Larvenentwicklung (in Tab. 5 die schraffierten Felder) sind nach Ergebnissen geschätzt, welche sich aus den Stichproben der Tab. 7 und 8 an den Larvenstadien sowie an Ein-

zelbeobachtungen ergaben. Sie sind nur bedingt vergleichbar mit den übrigen Werten, die auf der Messung individueller Entwicklungszeiten beruhen. Daraus erklärt sich vermutlich auch der z. T. erhebliche Unterschied zwischen den Werten für die Totalentwicklung nach Summierung der Einzelprozesse einerseits und der Gesamtdauer bei durchlaufender Zucht andererseits. Für letztere ergeben sich höhere Zeitwerte. Kürzeste (min.), mittlere (mit.) und längste (max.) Entwicklungszeiten geben in der Tab. 5 die jeweiligen Variationsbreiten an.

Im Sommer währt die Eientwicklung im Mittel 3,8 Tage, die larvalen Stadien zusammen 19 Tage. Für die Puppen ergibt sich eine mittlere Dauer von 15,4 Tagen. Die Summe der Einzelprozesse ist 38,2 Tage.

Im Herbst dauert die Eientwicklung 4,9 Tage, die Larvenstadien zusammen 24 Tage und die Puppenentwicklung 21,9 Tage. Die Summe dieser Teilentwicklungen ist 50,8 Tage. Sie steht einer mittleren Dauer von 52,1 Tagen bei durchlaufender Zucht gegenüber.

Auffallend sind die z. T. sehr großen Variationsbreiten. Dafür sind außer den klimatischen auch andere Faktoren verantwortlich, wie z. B. der Genotyp der Tierindividuen und besonders die unvermeidbar, individuell unterschiedliche Ernährungssituation während der Larvenentwicklung. Die an reifen Samen angesetzten Eiraupen, die rasch in das Endosperm und den Embryo gelangen und dort ungehindert und ungestört (ohne Konkurrenz) fressen können, entwickeln sich bei sonst gleichen Ausgangsbedingungen schneller (sog. Frühentwickler) als ihre Altersgenossen unter ungünstigeren Bedingungen. Trotz größter Sorgfalt beim Ansetzen finden immer wieder einige Raupen nicht sofort den Zugang zur optimalen Nahrung. Tagelang kriechen sie z. B. zwischen Samenschale und Integument umher, bevor sie in das nährstoffreiche Endosperm

eindringen (sog. Spätentwickler). Bei den Stichproben der Larvenentwicklung (Tab. 7 und 8) hat sich gezeigt, daß gerade die Spätentwickler Raupen in ungünstigem Fraßmilieu waren: Bei den Eiraupe lag das meist daran, daß sie, bedingt durch ihren geringen Nahrungsbedarf, die vorhandene nährstoffreiche Zone nicht erreichten. Ältere Larvenstadien kümmerten häufig wegen fehlender oder durch Verpilzung verdorbener Nahrung.

Die Untersuchungen haben ferner gezeigt, daß die Entwicklungsdauer des Wicklers mit sinkender Temperatur zunimmt. Die Temperaturabhängigkeit der Entwicklungsdauer läßt sich für den Temperaturbereich, in dem die Entwicklung ohne Schädigung für den Organismus möglich ist, durch die BLUNCK'sche Gleichung (OHNESORGE 1976) hinreichend beschreiben.

$$t = \frac{K}{T - T_0}$$

Diese Hyperbelfunktion trägt auch den unzutreffenden Namen "Wärmesummenregel". In ihr sind t die Entwicklungsdauer, T die mittlere Temperatur während der Entwicklung, T_0 die Temperatur des Entwicklungsstillstandes (Entwicklungsnullpunkt) und K eine Konstante, die als Thermalkonstante ("Temperatursumme") bezeichnet wird (EIDMANN/KÖHLHORN 1970). Näherungsweise soll mit den festgestellten Entwicklungszeiten unter zwei verschiedenen Temperatureinflüssen (Sommer und Herbst; T_1 und T_2) der Entwicklungsnullpunkt und die Thermalkonstante nach der obigen Funktion errechnet werden. Die Ergebnisse sind in Tab. 6 enthalten. Die Entwicklungsnullpunkte der Einzelprozesse weisen untereinander beträchtliche Unterschiede auf. Die errechnete untere Entwicklungsgrenze für die Eier liegt bei $12,8^{\circ}\text{C}$, die der Puppen bei $15,6^{\circ}\text{C}$. Die Entwicklung der Raupen kommt nach dieser Berechnung erst bei $11,9^{\circ}\text{C}$

zum Stillstand. Dabei ist zu berücksichtigen, daß dieser Nullpunkt einen Mittelwert darstellt und die Entwicklungsgrenzen der einzelnen Larvenstadien untereinander verschieden sein können. ZWÜLFER (1934) machte dies mit seinen Untersuchungen an der Nonne deutlich. Für die Gesamtentwicklung errechnet sich nach Summierung der Teilentwicklungsdauer ein Entwicklungsnullpunkt von $13,9^{\circ}\text{C}$, Theoretisch ergibt sich aus diesen Berechnungen, daß bei Temperaturen unter dem Entwicklungsnullpunkt des Teilprozesses mit dem höchsten Nullpunktwert, nämlich bei $15,6^{\circ}\text{C}$ (dem Entwicklungsnullpunkt der Puppen), keine kontinuierliche Entwicklung des Schädling mehr möglich sein dürfte. In Wirklichkeit liegt der Entwicklungsnullpunkt aber tiefer. Es können sich nämlich auch bei konstanten Temperaturen um 6°C einige Raupen bis zur Imago entwickeln, wie der folgende Fall beweist: 14 an reifen Samen fressende Raupen im L4-Stadium wurden in Kühltruhen bei $+6^{\circ}\text{C}$ aufbewahrt. Nach 130 bis 150 Tagen schlüpfen 2 Falter, die übrigen Tiere waren eingegangen.

Der Entwicklungsnullpunkt stellt offensichtlich keine fixe Größe dar, sondern er unterliegt unter anderem auch individuellen Schwankungen. So ist wohl zu erklären, daß der nach der Gesamtentwicklungsdauer der Frühentwickler (minimale Entwicklungsdauer bei durchlaufender Zucht) berechnete Nullpunkt mit $7,1^{\circ}\text{C}$ am tiefsten liegt (Tab. 6).

In Abb. 71 ist die Dauer der Gesamtentwicklung in Funktion von der Entwicklungstemperatur graphisch dargestellt. Der linke Ast der Kurve nähert sich asymptotisch einer Abszisse K, womit zum Ausdruck kommt, daß sich bei Annäherung der Temperatur an den Entwicklungsnullpunkt die Entwicklungsdauer überproportional vergrößert und gegen den Wert "unendlich" strebt. Die Hyperbelgleichung und ihr Schaubild vermitteln die Entwicklungsdauer für jede Temperatur.

Wenn man dieser Funktion die Monatsmitteltemperaturen im Verlauf eines Jahres an einem Araukarienstandort gegenüberstellt, dann läßt sich die d o r t jährlich mögliche Generationenzahl bestimmen. Die Klimadaten von Curitiba dürfen als typisch für das Verbreitungsgebiet der Araukarie gelten (HUECK 1966). Die Abb. 72 und die Tab. 9 stellt den Jahresverlauf der mittleren Monatstemperaturen für Curitiba dar (MAACK 1968). Bei $T_0 = 13,9^{\circ} \text{C}$ ist der Entwicklungsnullpunkt angezeigt. Die Fläche oberhalb der T_0 -Geraden und unterhalb der Temperaturkurve repräsentiert den für die Entwicklung wirksamen Temperaturbereich. Sie entspricht der Jahressumme der täglichen für die Entwicklung wirksamen Temperaturen und beträgt 1031 (Berechnung nach Tab. 9). Dividiert man diese Summe durch die Temperatursumme K, so erhält man die Anzahl der jährlich möglichen Generationen: Es ergibt sich ein Quotient von 2,6. Für den Raum Curitiba wäre also mit zwei bis drei Generationen von Cydia araucariae zu rechnen. Auf gleiche Weise lassen sich Berechnungen für andere Araukarienstandorte mit anderem Temperaturgang durchführen.

Schlußfolgerungen aus den rechnerischen Werten der Temperatursumme K und des Entwicklungsnullpunktes T_0 dürfen nur mit Vorbehalt gezogen werden. Schon die erheblichen Unterschiede bei den Ergebnissen für die Gesamtentwicklungsdauer bei gleicher Temperatur lassen Zweifel an der Eignung der Versuchsmethode aufkommen. Der Berechnung liegt eine Durchschnittstemperatur zugrunde, während die Entwicklung tatsächlich aber unter variierenden Temperaturen erfolgte. So beeinflussen Temperaturen unterhalb des Entwicklungsnullpunktes wohl den Wert der Tagesmitteltemperatur und damit den Wert der gemittelten Entwicklungstemperatur (T_1 , T_2), aber für die Entwicklung bleiben diese tiefen Temperaturen ohne Wirkung. Sobald die tatsächliche Temperatur unter

den Entwicklungsnullpunkt sinkt, findet keine Fortentwicklung statt, gleichgültig, ob die Temperatur wenig oder viel unter T_0 liegt. ZWÖLFER'S (1934) Versuche über die Temperaturabhängigkeit der Entwicklung der Nonne fanden unter konstanten Temperaturen statt. Er weist darauf hin, daß bei vergleichenden physiologischen Experimenten über den Einfluß v a r i i e r e n d e r Temperaturen die Darstellung der Entwicklungsdauerkurve ungeeignet ist. Er empfiehlt für solche Fälle eine Methode, die auf graphischem Weg gestattet, die für Bruchteile von Tagen wirksamen Temperaturen einzeln zu berücksichtigen. Er hält dafür ausschließlich den Weg über die Entwicklungsgeschwindigkeit für gangbar, der erlaubt, die Freilandtemperaturen in zweistündigen Intervallen in Rechnung zu stellen. Die Entwicklungsgeschwindigkeit errechnet sich als Kehrwert der Entwicklungsdauer ($1/t$). Abb. 73 stellt den Monatstemperaturen in Curitiba die hier mögliche Entwicklungsgeschwindigkeit von Cydia araucariae gegenüber. Für genauere Ergebnisse wäre eine detailliertere Erfassung der Entwicklungsdauer bei den tatsächlichen Temperaturen nötig gewesen. Dies mußte aus Zeitmangel und wegen der fehlenden Einrichtungen unterbleiben. Das angewandte Verfahren gestattet nur eine näherungsweise Bestimmung der Entwicklungsdauer bei variierenden Temperaturen.

Die der Berechnung zugrunde liegenden Größen K und T_0 wurden durch Versuche über die Entwicklungsdauer in nur zwei relativ nahe beeinander liegenden Temperaturbereichen ermittelt. Eine Überprüfung dieser Werte durch einen Versuch in einem deutlich tieferen Temperaturbereich mußte aus Zeitmangel unterbleiben.

Über die Anwendbarkeit der Entwicklungsformel nach BLUNCK schreibt OHNESORGE (1976): "Die "Wärmesummenregel" vermag allerdings nur Näherungswerte zu liefern. Sie beschreibt zudem die Verhältnisse nur für einen beschränkten mittleren Temperaturbereich hinreichend genau; im kälteren und im wärmeren Bereich

liefert sie von der Wirklichkeit abweichende Werte. Bei kühlen Temperaturen verläuft die Entwicklung vielfach schneller, als es die Regel erwarten läßt, und dementsprechend liegt der wahre Entwicklungsnullpunkt niedriger als der nach der Formel errechnete Wert t_0 , dem daher nur der Wert einer Rechengröße zukommt."

Der nach der Formel errechnete Entwicklungsnullpunkt T_0 erscheint mir zu hoch. Die Entwicklungsnullpunkte der einzelnen Stadien der Nonne z. B. liegen zwischen $3,2^{\circ}\text{C}$ und $8,4^{\circ}\text{C}$ (ZWÖLFER 1934). Sollte der tatsächliche Nullpunkt für Cydia araucariae bei einer niedrigeren Temperatur liegen, so ergäbe sich eine höhere Temperatursumme K und damit eine größere Zahl der jährlich möglichen Generationen.

8 Populationsdynamische Faktoren

8.1 Abiotische Umweltfaktoren

8.1.1 Temperatur

Bei Temperaturen unter 20° C nimmt die Bewegungsaktivität der Falter (vergl. Kap. 5.4.2) stark ab, es finden dann weder Kopulation noch Eiablage und auch kaum Flüge statt. Diese Aktivitäten sind in den Wintermonaten folglich nur an solchen Tagen möglich, an denen die Tagestemperaturen auf über 20° C ansteigen. Dies ist in Paran  und Santa Catarina an sonnigen Tagen auch im Winter nicht selten der Fall. MAACK (1968) gibt z. B. f r den Juli (den k ltesten Monat in Curitiba) ein mittleres Tagesmaximum von 18,9° C an, so da  immer mehrere Tage im Juli H chsttemperaturen von mehr als 20° C erreichen. Unter diesen Umst nden sind also das ganze Jahr  ber alle Phasen der Reproduktion m glich. Man trifft daher zu jeder Jahreszeit alle Entwicklungsstadien von Cydia araucariae nebeneinander an. Freilich ist im Sommer die Entwicklungsdauer k rzer, die Zahl der t glich schl pfenden Falter und damit die Kopulationswahrscheinlichkeit und die Zahl der abgelegten, fertilen Eier gr  er als im Winter.

Unter 20° C leben die Falter 4 bis 7 Tage l nger als bei h heren Temperaturen, doch erreichen sie hierbei nicht das Alter der Falter, die mit Zuckerwasser gef ttert werden (vergl. Kap. 5.4.7). Die temperaturbedingte Bewegungstr gheit scheint die Falter daran zu hindern, das angebotene Zuckerwasser aufzunehmen. Die l ngere Lebensdauer bei niedrigeren Temperaturen hat wegen der geringeren Falteraktivit t vermutlich keine populationsdynamische Bedeutung.

Es war unerwartet, da  Cydia araucariae im gesamten Araukariengebiet das ganze Jahr  ber in s mtlichen

Entwicklungsstadien vorkommt. Denn bislang beachtete man diesen Schädling nur einmal jährlich in der Zeit der Samenernte (April bis Juli, bzw. Spätherbst bis Frühwinter). In der übrigen Zeit schenkte man dem Wickler keine Aufmerksamkeit. Man findet aber zu jeder Jahreszeit Eier, Larven, Puppen und Falter. *Cydia araucariae* gehört folglich zum "nicht fixierten Reaktionstyp" (EIDMANN/KÜHLHORN 1970), der keine jahreszeitlich fixierte Latenzstadien wie etwa die Diapause der meisten palaearktischen Lepidopteren besitzt.

8.1.2 Feuchtigkeit

Für den Falter ist die Luftfeuchtigkeit von außerordentlich großer Bedeutung, weil seine Lebensdauer davon abhängt. Bei geringer Luftfeuchtigkeit verliert der Falter rasch einen Teil des Wassers der Hämolymphe, was seine Lebensdauer verkürzt und nach 2 bis 3 Tagen zum Tode führen kann. Witterungsbedingungen mit hoher Luftfeuchtigkeit (100 %) verlängern dagegen die Lebensdauer auf über 10 Tage (vergl. Kap. 5.4.7). Den erlittenen Wasserverlust vermögen die Falter durch orale Aufnahme von Tautropfen und Regenwasser auszugleichen. Im Käfig konnte eine deutliche Verlängerung der Lebensdauer der Falter erreicht werden, wenn Flüssigkeit (Zuckerwasser in einem Fließpapierstreifen) angeboten wurde.

Für die Raupen ist die Feuchtigkeit sowohl in der Luft als auch im Nährsubstrat von Bedeutung (vergl. Kap. 6.1.1.2, 6.1.1.4 und 7). Jungen Eiraupen droht der Tod durch Austrocknung, wenn sie nicht innerhalb kurzer Zeit in frisches, lebendes Gewebe von Zapfen, Nadeln und dgl. eindringen können. Vertrocknete Nahrung verzögert die Entwicklung und erhöht die Mortalität der Raupen. Hohe Luftfeuchtigkeit begünstigt die Infektion und Zerstörung der Nahrung durch Pilze, in deren Folge die Raupen kümmern.

Vor der Verpuppung ändern sich die Feuchtigkeitsansprüche der Raupen (vergl. Kap. 5.2 und 6.1.1.2). Sie suchen trocknere Orte für die Verpuppung auf. In verschlossenen Glasschalen, die zur Zucht dienten, war die Luft fast immer mit Feuchtigkeit gesättigt, so daß sich Kondenswasser an den Glaswänden bildete. In diesen Schalen verließen die verpuppungsreifen Raupen die befreßenen Samen und Zapfen und krochen oft tagelang am Deckel und an den Wänden suchend umher, dabei Spinnfäden produzierend, ohne jedoch richtige Gespinste anzufertigen. Häufig krochen die Raupen aus den angefangenen Gespinsten wieder heraus, um an anderer Stelle ein neues zu spinnen. Nach dreimaligem Einspinnen ließ die Spinntätigkeit nach (Erschöpfung der Spinndrüsen?). Auch das Zerbeißen und Zernagen von umgebendem Material und das Einbauen des Genagsels in das Gespinst unterblieb dann. Schließlich blieben die erschöpften L4-Raupen bewegungsträge und mit geschrumpftem Körper in unvollständigen Gespinsten liegen und gingen zugrunde, ohne mit der Verpuppung begonnen zu haben. Gelegentlich traten noch einige Raupen in die Vorpuppenruhe ein, häuteten sich aber nicht mehr zur Puppe. Dann erschien das unter der Raupenhaut liegende Gewebe oft bräunlich. Wenn man die Raupenhaut entfernte, traf man darunter eine teilweise entwickelte Puppe an. Meist fehlte die Entwicklung der pupalen Kopfreion und des Abdomenendes.

Kurz nach dem Tod der Raupen waren die Kadaver vom Myzel und den weißen Fruchtkörpern eines Pilzes bedeckt, dessen Wachstum durch die hohe Luftfeuchtigkeit begünstigt wurde. Der Pilz wuchs z. T. auch aus den Gespinstverstecken hervor. Ob die hohe Luftfeuchtigkeit alleinige Ursache für den Tod der Raupen war und die Pilzinfektion nur postmortal eintrat, ist ungeklärt. Die an der Infektion beteiligten Pilzarten wurden nicht bestimmt; es ist daher nicht auszuschließen, daß es sich vielleicht auch um insektenpathogene

Pilze handelt, die sekundär oder primär die Raupen befallen (vergl. Kap. 9.2.1.3). Wenn durch Hinzufügen eines Trockengels (hygroskopisches Salz) in die verschlossenen Glasschalen die hohe Luftfeuchtigkeit herabgesetzt wurde, war die Mortalität der L4-Raupen auffallend geringer.

Das im Kap. 6.1.1.4 erwähnte Auskriechen vieler L4-Raupen aus eingesammelten Samen läßt sich mit dem Einfluß der Feuchtigkeit erklären: Das Sameninnenklima wird den verpuppungsbereiten Raupen zu feucht. Samen, in denen Puppen angetroffen wurden, waren stets infolge totalen Zerstörungsfraßes ausgetrocknet.

In der Natur ist große Mortalität durch zu hohe Feuchtigkeit nicht zu erwarten, weil die Raupen in den meisten Fällen die Möglichkeit haben, auf weniger feuchte Stellen auszuweichen. Dabei hat die Verhaltensweise der Raupen eine lebenswichtige Bedeutung: Die trockneren Puppenorte befinden sich zumeist an der Peripherie der Pflanzenorgane, nur dadurch wird das Hinausschieben der Puppe und das Schlüpfen des Falters möglich. Eine im Innern einer Zapfenspindel befindliche Puppe würde den Falter niemals ins Freie entlassen können.

Für die Puppen selbst spielt die Feuchtigkeit keine große Rolle. Auch hinsichtlich der Dauer des Puppenstadiums konnte bei verschiedenen Feuchtigkeitsstufen kein Unterschied festgestellt werden. Frei an trockener Luft (mit einer relativen Luftfeuchtigkeit von etwa 80 %) gelagerte Puppen wiesen keine höhere Mortalität auf als Puppen in künstlich feucht gehaltener Luft (relative Luftfeuchtigkeit von 100 %). Die gelegentlich bei hoher Luftfeuchte auftretenden Pilze an Puppen scheinen durch Infektion nach mechanischer Verletzung bei der Präparation der Puppe erfolgt zu sein. Die Puppen sind empfindlich gegenüber Verletzungen der Chitinhülle. Schon durch etwas kräftigeren Druck oder

durch unvorsichtiges Biegen kann die Puppenhülle aufplatzen. In die Wunde dringen leicht Pilzsporen ein. Die Verletzung führt immer zum Tod. An gesunden Puppen wurde dagegen auch bei hoher Luftfeuchtigkeit niemals Pilzbefall beobachtet.

Der Einfluß der Feuchtigkeit auf die Eientwicklung ist aus meinen Beobachtungen nicht zu erkennen, da sich hier auch andere Faktoren auswirken. Der stets wechselnde und nicht vorhersehbare Anteil steriler Eier läßt das Schlüpfprozent stark schwanken und verdeckt einen eventuellen Einfluß unterschiedlicher Luftfeuchtigkeit. Aus der Bauweise des Eies (vergl. Kap. 4.1) schließe ich jedoch, daß anhaltende Trockenheit eine Gefahr darstellen könnte, da die schützende Eihülle (Chorion) sehr dünn ist und die flache Eiform eine relativ große Fläche für Einstrahlung und Verdunstung bietet. Danach dürften die in Spalten und Rissen von Zapfen, zwischen den Nadeln einer noch geschlossenen Knospe und an Zweigen geschützt abgelegten Eier eine größere Überlebenschance haben als solche, die sich ungeschützt und frei auf den Nadeloberflächen befinden (vergl. Kap. 5.4.6). Vermutlich wirkt sich auch die Feuchtigkeit des pflanzlichen Gewebes, auf dem das Ei klebt, im "Mikroklima" des Eies mit aus. Auf toten, trockenen Nadeln abgelegte Eier dürften eine höhere Mortalität haben als anderenorts abgelegte. Die Klärung dieser Frage bedarf noch eingehender Beobachtungen.

8.2 Biotische Umweltfaktoren

8.2.1 Beschaffenheit der Wirtspflanze (Wirt-Parasit-Beziehungen)

Unter den verschiedenen Pflanzenteilen der Araukarie, an denen sich Cydia araucariae entwickelt, bieten vor allem die reifen Samen eine besonders hochwertige

Nahrung für den Schädling. Nicht weniger wertvoll dürfte das Gewebe der Staubblätter der Strobili für die Ernährung der Raupen sein, doch ist dies in viel geringerer Menge in den Kronen männlicher Bäume vorhanden. Auch das meristematische Gewebe der Triebknospen mag einen hohen Nährwert haben, aber es ist in geringen Quantitäten über den ganzen Kronenraum verteilt, und jede Knospe bietet höchstens für eine Raupe Nahrung. Bedeutend weniger nährstoffreich ist das Parenchym der Nadeln sowie die z. T. bereits verholzten Triebe und deren Rinde.

Infolge der fast zwei Jahre dauernden Entwicklung der Araukarienzapfen und der jährlichen Neuanlage von Blüten trifft man immer zwei verschiedene Entwicklungsstadien der Zapfen gleichzeitig an ein und demselben Baum an. So findet man z. B. im Dezember an jedem fruktifizierenden Baum die kleinen Zapfen (des 1. Jahres) der im Oktober desselben Jahres bestäubten Blüten und die noch nicht reifen, größeren Zapfen (des 2. Jahres), die aus den Blüten des Vorjahres hervorgegangen sind und im nächsten Mai zur Vollreife gelangen. Im Juli findet man die neuen Blütenanlagen neben den mittelgroßen grünen Zapfen, deren Blüten im Oktober des Vorjahres bestäubt wurden. Von Seiten der Wirtspflanze ist also zu jeder Jahreszeit die Entwicklung des Schädlings möglich.

Im Kap. 6 wurden der Verlauf des Befalls und die Fraßbilder beschrieben. Die Folgen für die Wirtspflanze sind zusammengefaßt folgende: Der Fraß von einer Raupe in vegetativen und generativen Knospen führt immer zum Absterben dieser Pflanzenteile. Junge, unreife Strobili werden durch den Fraß einer einzigen Raupe völlig zerstört. Kleine, knapp einjährige Zapfen werden erst durch den gemeinsamen Fraß von mehr als 3 oder 4 Raupen vernichtet. Große, fast reife Zapfen können dagegen mehr als 15 Raupen als Fraßobjekt

dienen, ohne daß sie völlig zerstört werden. Ein reifer Samen verliert jede Keimchance, wenn er von zwei oder mehr Raupen gleichzeitig befallen wird.

Durch Harzfluß kann die Raupe im Fraßgang verkleben und ersticken. Zu dieser Abwehrreaktion sind nicht alle befallenen Pflanzenorgane zu jeder Zeit fähig. Ein solcher, den Schädling abwehrender Harzfluß konnte an besonders großen Knospen, den Terminalknospen an der Kronenperipherie, und an sehr jungen bis halbreifen Zapfen beobachtet werden. Das Harz scheint bei den Zapfen vorwiegend aus den benagten oder durchbohrten Karpellen und der verletzten Spindel auszutreten. Reife Zapfen zeigen keinen Harzfluß mehr, da die Spindel mit Eintritt der Samenreife abstirbt. Auch Fraßverletzungen an Strobili, Trieben und Nadeln können zu unterschiedlich starkem Harzausstrom führen. Insgesamt ist die Zahl der durch Harzfluß abgewiesenen oder getöteten Raupen aber gering.

8.2.2 Parasiten

Parasiten spielen als Umweltwiderstand auch bei Cydia araucariae eine große Rolle. Während bei den Laborzuchten keine Parasitierung durch Insekten auftrat, konnten an dem aus dem Freiland eingetragenen Material verschiedene Dipteren und Hymenopteren als Parasiten von Cydia araucariae festgestellt werden. Als sicherer Larvalparasit gilt eine Tachinidae: Leskiella sp. (Dexiinae, Leskiini); sie verpuppt sich im weitentwickelten L4-Stadium der Raupe. Abb. 74 zeigt die Tönnchenpuppe des Parasiten, die noch in der Raupenhaut steckt (rechts der Raupenkopf).

Eine andere Tachinidae der Gattung Gymnocarcelia (Goniinae, Carceliini) und vier nicht bestimmte Arten der Ordnung Hymenoptera schlüpften aus Knospenmaterial von der Araukarie, das von allen drei Cydia-Arten befallen war.

Daß es sich um Parasiten von Cydia_araucariae handelt, kann nur vermutet werden.

Aus Strobili und Knospen schlüpften einige Exemplare zweier nicht näher bestimmter Chalcidoidea, von denen sich die eine mit Sicherheit als Raupenparasit einer Cydia-Art erwies. Abb. 75 zeigt das künstlich geöffnete Verpuppungsgespinst einer Cydia-Art an den Basisnadeln eines Strobilus. Im Gespinst, das der Größe nach von Cydia_araucariae stammt, liegt der weiße Kokon des Parasiten.

8.2.3 Prädatoren

Im Labor drohten der Imago Gefahren in erster Linie durch mit dem Material eingetragene Webespinnen. Einige dieser Arten erbeuteten die Falter mit dem bei Fang- und Raubspinnen üblichen Verhalten von Auflauern und Anspringen. Eigelege solcher Spinnen fanden sich häufig unter den basalen Nadeln von Zapfen (Abb. 50), männlichen Blütenständen, Strobili usw. Im Freien enden viele Falter in den Netzen der Radnetzspinnen. Verschiedene z. T. mit dem Material eingeschleppte Ameisenarten überfielen häufig die Laborzuchten und vernichteten sie gelegentlich völlig (vergl. Kap. 7). Besonders gefährdet waren Raupen und Puppen, während die Ameisen von den Faltern lediglich frisch geschlüpfte und alte, flugunfähige Tiere erbeuteten.

Neben den echten Prädatoren sind an dieser Stelle auch die Fraßkonkurrenten (vergl. Kap. 8.2.4) zu nennen, die ausschließlich bei hoher Besatzdichte und Nahrungsmangel räuberisches Verhalten zeigen. Zu diesen zeitweiligen Feinden gehört Taurorcus_chabrilacii Thomson, ein häufiger Bockkäfer der Araukarie. Die Larve dieses Käfers entwickelt sich in Zapfen aller Altersstufen, vor allem in bereits von Wicklern be-

fallenen und nicht mehr ganz frischen Zapfen (Abb. 44g, 76 und 77). Die Bockkäferlarve ernährt sich normalerweise vom Gewebe der Araukariensamen, ist aber aggressiv und tötet mit ihren kräftigen Mandibeln die kleinere Cydia-Raupe, wenn sie zufällig auf sie trifft, und verzehrt sie, wobei nur Reste der Chitinhülle übrig bleiben. Genauso verfährt die Taurorcus-Larve mit den Puppen des Wicklers. Die Aggressivität von Taurorcus chabrillacii macht selbst vor eigenen Artgenossen nicht halt. Eine zwischen den Samen eines stark befallenen Zapfens angetroffene Myriapoda der Ordnung Scolopendromorpha tötete einen taurorcus-Vollkerf in der Spindel. Dieser Tausendfüßler muß deshalb auch zu den möglichen Räubern von Cydia-Raupen gerechnet werden.

8.2.4 Interspezifische Konkurrenz

Neben den in Kap. 8.2.3 als Prädatoren erwähnten Bewohnern der Araukarienzapfen stehen weitere Insektenlarven in Fraßkonkurrenz zu Cydia araucariae. Die Konkurrenzwirkung erfolgt in zweifacher Weise: Einmal nehmen diese Insekten den Cydia-Raupen den Lebensraum, zum anderen stirbt das pflanzliche Gewebe durch den verstärkten gemeinsamen Fraß schneller ab und wird für die Raupenentwicklung unbrauchbar.

Zwei Rüsselkäferarten der Familie Cryptorrhynchinae (Metamasisisus ensirostris und Conotrachelus sp.) und zwei der Familie Rhynchophorinae (Sitophilus sp.) (Abb. 78) fressen in Araukarienzapfen.

Von 19 an der Araukarie gefundenen Borkenkäferarten (Scolitidae) fraßen 11 in Zapfen, Samen und Strobili, die übrigen 8 Arten wurden in Ästen, Zweigen, Rinde und Holz angetroffen. Neben den 3 Cydia-Arten fressen mindestens 6 weitere Kleinschmetterlinge an der Araukarie. 2 nicht bestimmte Wicklerraupe, deren Aussehen sich deutlich von dem der Cydia-Raupen unterscheidet,

fressen vorwiegend an Basisnadeln von Knospen, Strobili und Zapfen. Sie benagen die Nadeln oberflächlich, d. h. die obere Epidermis und das darunter liegende Parenchym, lassen aber die untere Epidermis unversehrt. Das verbleibende Gewebe stirbt ab. An Knospen dringen sie nicht in tiefere Nadellagen ein. Die Raupe einer dieser Arten hat grüne Farbe und wird deshalb auf den Nadeln leicht übersehen. Die andere Art weist schmutzig orangebraune Farbtöne auf (Exemplare dieser Tortricidae befinden sich zur Bestimmung im British Museum of London).

In absterbenden und toten Samen junger Zapfen, in zerstörten Knospen und im Larvenkot kommen regelmäßig dunkelrot bis braun gefärbte Raupen einer Blastobasidae (Blasiobasis sp.) vor, die sich auch an diesen Orten verpuppen. Als reine Phytosaprophagen richten diese Larven keine Schäden an, und auf die Entwicklung der Cydia araucariae haben sie vermutlich keinen Einfluß. Sie sind lediglich als Glied einer Sukzession anzusehen, an deren Anfang unter anderem Cydia araucariae als Primärschädling steht (Falter befinden sich zur Bestimmung im British Museum of London).

In geringer Anzahl schlüpfte Ephestia cautella (Walker), (Pyralidae, Phycitinae) aus dem gesammelten Material. Die präimaginalen Stadien konnten nicht beobachtet werden, so daß die Bedeutung dieses Zünslers nicht beurteilt werden kann. Das gleiche gilt für die ebenfalls selten angetroffene Galasa trichialis Hampson (Pyralidae, Chrysauginae).

Häufiger und ausschließlich an Strobili entwickelten sich die sehr kleinen Raupen von Nemapogon granellus (L.), einer Tineidae, die sich dort von Pollen ernähren. Sie verpuppen sich zwischen den Staubblättern. Die Larven dieser Motte fanden sich nur an Strobili, die bereits verblüht und zu Boden gefallen waren, so daß der Befall wohl immer erst sehr spät erfolgt.

Zudem ist der Nahrungsbedarf dieser kleinen Raupen so gering, daß eine Beeinträchtigung der Blütenbestäubung nicht zu befürchten ist.

Bei Massenvermehrungen von Dirphia araucariae (Saturniidae) kann es vor allem in künstlich begründeten Araukarienreinbeständen zum Kahlfraß auf großer Fläche kommen. Da dann die Raupen alle Nadeln verzehren und ausschließlich Zapfen, Strobili und Knospen an den Zweigen belassen, erhöht sich die Fraßkonkurrenz der Cydia-Raupen und der übrigen Araukarienbewohner untereinander. An den kahlgefrassenen Bäumen sterben die Zapfen und Strobili ab, so daß sich die Entwicklungsbedingungen für Cydia araucariae und ihre Begleiter weiter verschlechtern.

8.2.5 Intraspezifische Konkurrenz (Folgen hoher Besatzdichte)

Bei allen im Freiland beobachteten Vorkommen des Schädlings war die Populationsdichte sehr unterschiedlich, immer aber so gering, daß die Raupen von Cydia araucariae kaum und nur indirekt über die Nahrungskonkurrenz gegenseitig Einfluß auf ihren Entwicklungsverlauf nahmen. Selbst wenn eine größere Zahl von Eiern räumlich konzentriert abgelegt werden, wie das unter den unnatürlichen Bedingungen im Käfig gelegentlich der Fall ist, bleibt das Angebot an geeigneten Fraßobjekten für die geschlüpften Eiraupen in der Natur immer sehr groß. Im übrigen wirken natürliche Kräfte wie ungünstige Witterung und Feinde populationsvermindernd auf die Cydia-Raupen. Bei den Laborzuchten waren die auf die Populationsdichte dämpfend einwirkenden Einflüsse weitgehend ausgeschaltet. Dadurch entstanden auf kleinem Raum dichte Populationen, wie sie bei natürlichen Gradationen denkbar wären. Bei solchen künstlich hervorgerufenen Massenvermehrungen wurden Erscheinungen beobachtet, die höhere Mortalität

zur Folge hatten und mit denen auch bei einer (wenn auch bis heute noch nicht beobachteten) Massenvermehrung im Freiland zu rechnen ist. So legten mehrere Weibchen im Käfig gelegentlich mehr als 100 Eier an einem einzigen einjährigen unreifen Zapfen ab. Selbst wenn von dieser großen Eizahl nur 30 bis 50 Eiräupchen das Eindringen in den Zapfenkomplex gelingt, stellt dies bereits eine so hohe Besatzdichte dar, daß sich die Raupen bald in schärfster Nahrungskonkurrenz befinden. Die Raupen, die bei der Suche nach geeigneter Nahrung noch unbefressene Samen finden, entwickeln sich rascher als solche, die wiederholt auf bereits befressene und dadurch für die Ernährung weniger taugliche Samen treffen. Bald befindet sich der ganze Zapfen in einem solchen Zustand der Zerstörung, daß mehr oder weniger alle Raupen bei der Suche nach geeigneter Nahrung im Zapfen erfolglos bleiben. Mit gesteigerter Wanderungsaktivität kommt es dann immer häufiger zur Körperkontakten der einzelnen Raupen untereinander. Im Kap. 5.2 wurde beschrieben, wie die Raupen auf jede Art von Berührungseizen mit lebhaftem Hin- und Herkrümmen des Körpers, Fluchtbewegungen, Beißen und mit Absondern eines braunen Sekretes aus der Mundöffnung reagieren. Im Falle einer hohen Populationsdichte bleibt es deshalb nicht aus, daß die Raupen sich gegenseitig beißen und dabei verletzen, was immer zum Tod der betroffenen Raupe führt. Schon die kleinste Bißwunde hat eine Verpilzung (vergl. Kap. 8.1.2) zur Folge. Mit Ausnahme der Kopfkapsel sowie des Nacken- und Analschildes erscheinen Bißverletzungen an allen Stellen des Integuments. Besonders häufig wurden Bißverletzungen an den Bauchbeinen festgestellt.

In einem Fall wurde eine verpuppungsbereite L4-Raupe beobachtet, die auf der Suche nach einem geeigneten Verpuppungsort einem bereits eingesponnenen und verpuppten Tier begegnete. Die heftigen Kreiselbewegungen

der Puppe (verl. Kap. 5.3) hinderten die Raupe nicht, die Puppe anzunagen und zu töten. Im Gespinst fanden sich später Chitinfragmente der zerstörten Puppenhülle. Schließlich verpuppte sich die Raupe an dieser Stelle, wobei sie zum Teil den Platz der zernagten Puppe einnahm.

Raupen, die in großer Zahl einen Zapfen bewohnen, unterliegen neben der Gefahr, gebissen zu werden, einem weiteren, populationsdynamisch ungünstigen Einfluß: dem Gedrängefaktor. Nach einer Berührung mit einem Artgenossen versuchen beide Raupen den Ort zu meiden und zu umgehen. Infolge der hohen Populationsdichte kommt es aber immer wieder zu Kontakten mit anderen Raupen und anschließender Fluchtreaktion. Raupen, die zur Verpuppung ein Gespinst anzulegen beginnen, fangen nach einer Störung erneut an zu wandern. Sie suchen einen neuen Verpuppungsort und stören dadurch wieder andere verpuppungsbereite Raupen. Es wurde beobachtet, daß in dieser Entwicklungsphase befindliche Raupen bei häufiger Störung keine Verpuppung mehr durchzuführen vermögen und zugrunde gehen. Vielleicht ist der auf die Organumwandlungsprozesse der Verpuppung vorbereitete Organismus nicht mehr in der Lage, die bei den störungsbedingten Wanderungen erlittenen Energie- und Feuchtigkeitsverluste auszugleichen.

9. Maßnahmen zum Schutz des Saatgutes

Der von Cydia-Raupe verursachte Schaden an Zapfen und Samen ist, verglichen mit den Schäden an Knospen, Strobili und Trieben weitaus bedeutender (vergl. Kap. 6). Ziel und Aufgabe des Forstschutzes muß es daher sein, vom sich entwickelnden Zapfen bis zum vollreifen Samen die Gefahr des Befalles durch Cydia araucariae und den zerstörerischen Fraß der Larven zu überwachen und möglichst gering zu halten.

Geeignete Kontrollmethoden sollten Kenntnis über den Zustand und die Entwicklung der Schädlingpopulation vermitteln. Läßt das Ergebnis der Kontrolle zu hohe Verluste bei der Samenernte erwarten, sind geeignete Bekämpfungsmaßnahmen angezeigt. Diese müßten sich zweckmäßigerweise einerseits als Präventivmaßnahmen gegen die Bedrohung der sich entwickelnden, noch unreifen Zapfen, andererseits als Aktion gegen den Schädling im reifen Samen selbst richten.

9.1 Kontrollmethoden

Material und Methode: Während des gesamten Untersuchungszeitraumes, besonders aber zur Zeit der Samenreife und -ernte, trafen im Waldbau-Institut der Forstlichen Fakultät in Curitiba umfangreiche Sendungen von Araukariensamen ein. Von diesem Material wurden Proben für die Befallskontrollen bestimmt. 100 willkürlich entnommene Samen aus der vorher gut gemischten Gesamtheit einer Provenienz wurden mit einem Messer geöffnet und auf Befall untersucht. Die Zahl der befallenen Samen stellt das Befallsprozent dar.

Der Befall aller untersuchten Provenienzen schwankte zwischen 2 und 55 Prozent. Allerdings bleibt hierbei unberücksichtigt, ob sichtbar befallene Samen (z. B. Samen mit Einbohrloch) nicht bereits bei der Ernte aussortiert worden waren. Außerdem ist die Zahl der Zapfen, die schon im frühen Entwicklungsstadium befallen und vernichtet wurden, unbekannt. So wenig die

ermittelten Befallsprozentage für ihre jeweilige Herkunft repräsentativ sein mögen, so lassen die Untersuchungen doch erkennen, daß trotz z. T. tatsächlich hoher Befallsprozentage noch große Mengen gesunder Samen gewonnen wurden.

Eine exakte Kontrolle zur Erfassung der Populationsdichte von Cydia araucariae ist die jährliche Zapfenernte somit nicht. Die Ermittlung der Befallsprozentage reifer Samen kann nur dann genauen Aufschluß über die Populationsdichte geben, wenn die Samenernte speziell als Befallskontrolle in einheitlicher Art durchgeführt wird: D. h. Sammeln sämtlicher fertiler Samen aller erreichbaren Zapfen in einem vorher festgelegten Bereich ohne Vor-Auslese.

9.2 Präventivmaßnahmen

Ein junger, sich entwickelnder Zapfen wird durch den Fraß von nur wenigen Raupen völlig zerstört (vergl. Kap. 6.1.1.2). Es wäre daher wünschenswert, bereits den noch unreifen Zapfen vor Raupenfraß zu schützen. Dies kann nur über eine wirksame Verminderung der Populationsdichte des Schädling im Freiland erreicht werden. Dazu wären chemische oder biologische Bekämpfungsmaßnahmen notwendig, die aber bis jetzt nicht praktiziert worden sind.

9.2.1 Biologische Maßnahmen

9.2.1.1 Förderung einheimischer Entomophagen

Von den vorkommenden Parasiten und Prädatoren, welche die Vermehrung und Ausbreitung von Cydia araucariae begrenzen, wurden nur einige im Rahmen der Untersuchungen beobachtet (sie sind in Kap. 8.2.2 und 8.2.3 aufgeführt). Es gibt sicher mehr.

Das Ziel der Förderung einheimischer Entomophagen ist, ihre Wirksamkeit als Begrenzungsfaktor zu erhöhen. Nach FRANZ & KRIEG (1976) kann die Förderung durch drei Maßnahmen erfolgen:

1. Verfrachtung in neue Lebensräume (interareale Ausbreitung);
2. Zucht leistungsfähiger Rassen;
3. Abänderung der von ihnen bewohnten Lebensstätten.

Voraussetzung dazu ist eine möglichst genaue Kenntnis der ökologischen Ansprüche jeder einzelnen Nützlingsart. Solche Untersuchungen stehen noch aus.

Als nicht fixierter Reaktionstyp mit plurivoltiner Entwicklung (vergl. Kap. 7 und 8.1.1) ist Cydia araucariae zu jeder Jahreszeit als Beutetier für jeden möglichen Feind vorhanden. Diese Tatsache erhöht die Aussichten für eine erfolgreiche Förderung einheimischer Entomophagen.

Bislang hielt sich der durch Cydia araucariae verursachte Schaden in erträglichen Grenzen. Die genannten Maßnahmen zur Förderung der Nützlinge sind teuer. Der erreichbare Mehrgewinn an Araukariensamen dürfte den Aufwand für solche Aktionen wirtschaftlich nicht aufwiegen.

9.2.1.2 Verwendung exotischer Entomophagen

Das Ziel der Einfuhr von Nutzinsekten ist die dauerhafte Senkung der Bevölkerungsdichte eines Schädlings. Verschiedene Parasiten und Räuber an Cydia-Arten aus Europa oder Nordamerika könnten auf ihr Verhalten gegen Cydia araucariae im Experiment geprüft werden. Wie man wirksame Feindarten vor der Erprobung am Bestimmungsort erkennt, haben PSCHORN-WALCHER & ZWÖLFER (1968) beschrieben.

FRANZ & KRIEG (1976) kennzeichnen eine wirksame Entomophagen-Art so: Sie sollte

1. dem Lebensraum und der Lebensweise eines Schädlings gut angepaßt sein;
2. eine gute Beweglichkeit zum Auffinden ihrer Wirte/Beutetiere besitzen;
3. sich ohne übermäßigen Nahrungsverbrauch und auch im Verhältnis zu ihren Wirten/Beutetieren schnell vermehren können;
4. auf kleine Dichtesteigerungen des Wirtes sofort mit gesteigerter Aktivität und/oder Vermehrung reagieren.

Die Verwendung biotop-fremder Feinde hat gegenüber einheimischen Entomophagen auch den Vorteil, daß mögliche Hyperparasiten und Räuberfeinde noch nicht auf den "Neuling" adaptiert sind.

Notwendige Voruntersuchungen erfordern jedoch sorgfältige, meist jahrelange Studien. Deshalb muß bezweifelt werden, ob der wirtschaftliche Nutzen den großen Aufwand für eine solche biologische Maßnahme aufwiegen würde.

9.2.1.3 Verwendung insektenpathogener Pilze

Sowohl die in großer Feuchtigkeit (vergl. Kap. 8.1.2) als auch die durch Verletzungen (vergl. Kap. 8.2.5) zugrunde gegangenen Raupen zeigten häufig Pilzbefall. Hyphen durchbrachen postmortal die Kutikula und bildeten ein auffälliges Luftmyzel, an dem sich Konidien entwickelten. Ob die Pilze insektenpathogen sind oder nur als Saprophyt den toten Raupenkörper besiedeln, ist noch offen. Der Pilz wurde nicht bestimmt, doch könnte es sich dabei um einen Fungi imperfecti handeln, von denen mehrere Arten als Insektenpathogene schon seit langem bekannt sind und mit unterschiedlichem

Erfolg zur Schädlingsbekämpfung eingesetzt werden (FRANZ/KRIEG 1976).

Eine Bekämpfung von Cydia_araucariae mit Pilzen müßte auf das Ei- und Raupenstadium abzielen, da in diesen Stadien der Schädling am sichersten mit einer Sporensuspension oder einem Sporenstaub kontaminiert werden kann. Die Ausbringung müßte vom Flugzeug aus erfolgen, um den Kronenraum der Araukarie zu erreichen. Gegenüber einer chemischen Bekämpfung hätte der Einsatz von Pilzsporen den Vorzug der geringen Belastung des Ökosystems.

Für eine Behandlung eingelagerten Saatgutes erscheint der Einsatz insektenpathogener Pilze aus zwei Gründen nicht geeignet:

1. Nur der geringe Anteil Raupen, der die Samen verläßt, wird mit Sicherheit kontaminiert. Die in den Samen verbleibenden Raupen und Puppen sind vor einer Sporeninfection geschützt.
2. Auf die in der Praxis übliche Verwendung von Fungiziden zum Schutze des Saatgutes müßte man nach Behandlung mit insektenpathogenen Pilzsporen verzichten.

9.2.2 Chemische Maßnahmen

Der Lebensraum von Cydia_araucariae ist die Baumkrone, besonders die älterer, bereits fruktifizierender Araukarien. Mit den vom Baum fallenden reifen Samen gelangen allerdings Eier, Raupen und Puppen auch auf den Waldboden, wo sie ihre Entwicklung zur Imago fortsetzen. Unter dem Aspekt des besonderen Schutzes der noch heranreifenden Zapfen erscheint unter Umständen eine Bekämpfung angebracht, die den Schädling in seinem Hauptbiotop, der Krone erreicht. Für eine großflächige Applikation von Gift im Kronenraum eines

Waldbestandes kommt wegen der Baumhöhen vor allem die Benutzung eines Helikopters infrage.

Problematisch ist die Wahl der Giftart und des Zeitpunktes der Begiftung. Die Begiftung könnte zu dem Zeitpunkt erfolgen, wenn das junge Räumchen das Ei verläßt und für kurze Zeit auf den Nadeln und Zapfen umherwandert. In den späteren Entwicklungsstadien ist der Schädling mehr oder weniger gut vor dem Gift geschützt. Da zu jeder Zeit des Jahres sämtliche Entwicklungsstadien des Schädlings nebeneinander vorkommen, befindet sich immer nur ein Teil der Population von *Cydia araucariae* im Jungraupe stadium. Das bedeutet, daß bei Anwendung eines Giftes gegen die L1-Raupen stets nur ein Teil der Population getroffen wird. Das könnte für eine Verminderung des Schädlingbefalls eventuell ausreichen, wenn die Parasiten und Prädatoren erhalten blieben und sich auf die Restpopulation des Schädlings konzentrierten. Bei Anwendung von Kontaktgiften wird erfahrungsgemäß aber auch die Feindpopulation stark vermindert. Folglich müßte die Begiftung wiederholt werden oder es müßte ein Wirkstoff verwendet werden, dessen Wirkung monatelang anhält. Insgesamt müßte mindestens für die Dauer einer Generation Giftwirksamkeit bestehen. Dabei ist die Generationsdauer der jeweiligen Jahreszeit zugrunde zu legen.

Aus Sicherheitsgründen wäre die Wirkungsdauer des Giftstoffes noch um 25 % bis 50 % über die Dauer der Generation zu verlängern, um auch die Nachkommen der Spätentwickler (vergl. Kap. 7) mit zu erfassen. Unter diesem Gesichtspunkt wäre eine Begiftung im Sommer am günstigsten, weil das Präparat wegen der dann kurzen Entwicklungsdauer auch nur über einen relativ kurzen Zeitraum wirksam sein müßte.

Die Zahl der notwendigen Begiftungen (N) ergibt sich aus

$$\frac{3}{2} \frac{g}{w} = N$$

wobei g die jeweilige Generationsdauer und w die Wirkungsdauer des Giftes darstellt.

An den Wirkstoff wären folgende Anforderungen zu stellen:

1. Selektive Wirkung auf Kleinschmetterlingsraupen;
2. Kontakt- oder Fraßgift;
3. möglichst geringe Beeinträchtigung der Biozönose;
4. Wirkungsdauer von etwa 90 Tagen bei Anwendung im Sommer im Raum Curitiba (bei kürzerer Dauer sind Wiederholungen nötig).

Da kaum alle oben genannten Forderungen erfüllt werden, ist mit folgenden nachteiligen Auswirkungen zu rechnen:

1. Außer dem Schädling werden auch andere, z. T. nützliche oder indifferente Arten von dem Gift getötet. Das stellt einen mehr oder weniger scharfen Eingriff in die Biozönose dar, dessen Folgen wir noch nicht übersehen.
2. Von den benachbarten, nichtbehandelten Araukarienwäldern, Baumgruppen und Einzelbäumen erfolgt ein Neubefall auf der behandelten Fläche.
3. Der Neubefall kann sich dort durch die Verminderung der natürlichen Feinde rascher und stärker ausbreiten, wenn die Räuber und Parasiten nicht ebenso schnell die behandelte Fläche neu besiedeln.
4. Es kann dadurch eventuell zu größerem Schadensausmaß kommen als vorher.
5. In der Folge werden weitere Begiftungen notwendig sein, um die Bedrohung durch den Schädling abzuwenden, d. h. das biozönotische Gleichgewicht wird nachhaltig gestört. Einerseits steigt damit die Anfälligkeit des Bestandes gegen Krankheiten, und andererseits können andere, in Latenz befindliche Schadinsekten durch den Ausfall eines Teils der sie regulierenden Gegenspieler begünstigt werden.

Ein dauerhafter Erfolg einer chemischen Bekämpfungsaktion ist aus den genannten Gründen fraglich. Von einer chemischen Bekämpfung der Jungrauen im Wald ist unter diesen Umständen abzusehen.

9.3 Saatgutbehandlung

Aus den genannten Gründen (Kap. 9.2) muß sich eine Bekämpfung des Schädlings zur Zeit auf die Behandlung des Saatgutes beschränken. Dabei ist folgendes ausschlaggebend:

Durch die Auslese befallener Samen und die Abtötung der Raupen läßt sich einer passiven Verbreitung des Schädlings durch Samentransport innerhalb des Landes entgegenwirken. Zum anderen werden Araukariensamen von Brasilien aus in andere Länder exportiert, auch nach Übersee. Die Quarantänebestimmungen der Importländer fordern schädlingsfreies Saatgut. Schon aus diesen Gründen ist eine sichere Abtötung der Raupen in (äußerlich oft nicht erkennbar) befallenen Samen notwendig. Weiterhin führen Klimaveränderungen (Kap. 6.1.1.4) und Erschütterungen (Vibrationen; Kap. 9.3.1.2) infolge des Transportes und der Einlagerung von Araukariensamen dazu, daß ein Teil der Raupen die Samen verläßt. Diese können sich erneut in noch unbefallene Samen einbohren und dadurch den Schaden vergrößern.

Schließlich haben Eirauen, die erst wenige Tage vor der Samenernte in den Samen eingedrungen sind, oft noch keine lebenswichtigen Teile des Embryos und des Endosperms befressen, so daß bei einer rechtzeitigen Abtötung der Raupen die Keimfähigkeit der Samen erhalten bleiben kann.

9.3.1 Ausleseverfahren

9.3.1.1 Schwimmprobe

In Brasilien wendet man ein einfaches Verfahren zur Trennung befallener und nicht befallener Araukariensamen an: Man wirft die Samen in ein Gefäß mit Wasser. Samen, die untergehen, gelten als gesund, solche, die schwimmen oder im Wasser schweben, als befallen (BAENA 1970). Diese Methode ist bis heute allgemein in Gebrauch. Untersuchungen von JANKAUSKIS (1970) zeigen, daß die Schwimmprobe keineswegs ein zuverlässiges Ergebnis liefert. Ich habe das Verfahren deshalb folgender Prüfung unterzogen:

200 reife, bei Zimmertemperatur (etwa 22° C) gelagerte Samen wurden in Glasbehälter gelegt, die mit Wasser von 19° C gefüllt waren. Unmittelbar darauf wurden die schwimmenden und schwebenden Samen einerseits und die untergegangenen andererseits getrennt herausgenommen und nach Öffnen der Samenschalen auf Befall kontrolliert. Befall, der nicht von *Cydia araucariae*-Raupen verursacht war (Pilze), wurde gesondert registriert.

In Tab. 10 sind den Ergebnissen der eigenen Untersuchung die Resultate einer Schwimmprobe meines Kollegen MARTIN WEISSINGER¹ aus dem Jahr 1972 beigefügt, der in gleicher Weise 1000 Samen prüfte und von den untergegangenen Samen 100 zufällig entnommene Samen auf Befall kontrollierte.

Besonders überraschend sind die Ergebnisse der beiden ersten Versuche: Nur 8,6 % bzw. 29,9 % der schwimmenden Samen wiesen Befall durch *Cydia araucariae* oder durch Pilze auf, während 91,4 % bzw. 70,1 % der durch die Schwimmprobe als "befallen" ausgeschiedenen Samen befallsfrei waren. In der Gruppe der untergegangenen Samen erfolgte bei meiner Untersuchung keine Fehlausscheidung: Alle Samen dieser Gruppe waren befallsfrei. Bei der Untersuchung

¹⁾ nicht veröffentlicht

von WEISSINGER¹ erwiesen sich 5 % der untergetauchten Samen als befallen.

Die Schwimmprobe scheidet also keineswegs mit Sicherheit befallene und unbefallene Samen durch Schwimmen und Untergehen. Ausschlaggebend für das Ergebnis ist das spezifische Gewicht der Samen. Dieses hängt weniger vom Befall als vielmehr vom Wassergehalt ab, so daß der Anteil der schwimmenden Samen nach einer gewissen Lagerungszeit stets größer ist als bei frischen, gerade reif gewordenen Samen. Die Schwimmprobe ist zur Bestimmung des Befallsprozentes und zur Auslese der befallenen Samen nicht sicher genug.

9.3.1.2 Behandlung mit Vibration (Schüttelversuche)

Im Mai 1972 wurde während des Transportes mehrerer Zentner Araukariensamen in Jutesäcken aus São João de Triunfo (Paraná) nach Curitiba in einem Lieferwagen (Typ: VOLKSWAGEN) beobachtet, wie hunderte von Cydia araucariae-Raupe die Samen verließen, aus den Säcken kamen und im Fahrzeug herumkrochen. Es handelte sich dabei ausschließlich um Raupen des L4-Stadiums.

Raupe jüngerer Stadien verblieben in den Samen. Als Grund für diese Erscheinung wurden die durch Schwingungen des laufenden Motors hervorgerufenen Vibrationen und der plötzliche Klimawechsel vermutet (vergl. Kap. 6.1.1.4 und 8.1.2). Bereits CARVALHO (1950) berichtete über eine ähnliche Beobachtung, die er beim Transport von Araukariensamen im Auto machte. Auch er vermutete als Ursache dafür die Erschütterungen im fahrenden Auto. Er beobachtete auch, wie die Raupen bereits angefertigte Gespinste unter solchen Umständen wieder verließen.

¹) nicht veröffentlicht

Um zu prüfen, inwieweit dieses Verhalten der Raupen praktisch genutzt werden könnte, wurden Schüttelversuche durchgeführt.

Material und Methode: Befallenes Saatgut wurde in einer Holzkiste auf den Tisch eines Vibrationsgerätes gebracht. Dort wurden die Samen für 10 Minuten ununterbrochen einer Vibration mit einer Frequenz von 30 Hertz und Amplituden von etwa 2 cm ausgesetzt. Die Samen kamen bei dieser Behandlung nicht zur Ruhe, sondern schwingen mit gleicher Frequenz und Amplitude mit. Während der Vibration traten nur selten Raupen aus den Samen. Erst mehrere Minuten nach Beendigung der Behandlung erschienen einige Raupen, die entfernt wurden, bevor sie sich erneut in Samen einbohren konnten (vergl. Kap. 6.1.1.4). Nach mehr als 12 Stunden, nachdem keine weiteren Raupen die Samen verließen, wurden die behandelten Samen geöffnet und auf verbliebene Raupen überprüft.

Die Tab. 11 zeigt die Ergebnisse dieser Untersuchung. Durch Vibration konnte ein Teil der L4-Raupen zum Verlassen der befallenen Samen bewegt werden, der im Versuch 55 % des gesamten L4-Raupen-Besatzes ausmachte. Der übrige Teil der L4-Raupen, 45 %, verblieb zusammen mit den jüngeren Raupenstadien in den Samen und reagierte nicht auf die Vibrationen.

Eine wirksame Auslese gegen Verderben des Saatgutes stellt dieses Verfahren nicht dar. Die Raupen, die den Samen verlassen, haben bereits den größtmöglichen Schaden angerichtet und stehen kurz vor der Verpupung. Der Gewinn aus dieser Behandlung liegt lediglich darin, daß einige herausgetriebene L4-Raupen, die ihren Entwicklungsfraß noch nicht beendet haben, sich nicht erneut in einen gesunden Samen einbohren.

Der Schaden durch den Fraß jüngerer Raupenstadien wird durch die Vibrationen nicht verhindert. Auch wenn durch Wiederholungen der Schüttelbehandlung am gleichen Saatgut die Anzahl der austretenden Raupen erhöht werden kann, ist dieses Verfahren wegen des geringen Effektes gegenüber dem Aufwand wirtschaftlich nicht zu rechtfertigen.

9.3.1.3 Optische Auslese

Werden Samen der Araukarie nach einem Transport auf einem glatten dunklen Boden flach ausgebreitet und dort etwa 24 Stunden in Ruhe belassen, so treten in dieser Zeit viele Raupen aus, die sich nicht erneut einbohren und deshalb leicht ausgelesen werden können. Daneben wird an vielen befallenen Samen von den L4-Raupen Kot und Genagsel ausgeworfen, was auffällig weiß aussieht. Dadurch ist es leicht, befallene Samen und damit das Befallsprozent der übrigen Samen zu vermindern. Wegen ihrer Unvollkommenheit ist diese Methode als Schutzmaßnahme allerdings nicht ausreichend. Durch dieses Verfahren können aber leicht Schädlingsraupen für Untersuchungen und Versuche gewonnen werden.

9.3.2 Abtötung der Raupen und Puppen in den Samen

9.3.2.1 Begiftung mit Methylbromid und Schwefelkohlenstoff

Die Praxis kennt schon lange das Begiften von Saatgut zur Bekämpfung von Schädlingsbefall und bedient sich dazu verschiedener Methoden wie z. B. Beizen und Begasen (SCHWERDTFEGER 1970; STRONG/LINDGREN 1959 und 1961). GRODZKI (1972) führte Versuche durch, wobei er reife Araukariensamen mit Methylbromid und Schwefelkohlenstoff behandelte und anschließend deren Keimfähigkeit mit der unbehandelten Samen verglich. Die behandelten Samen wiesen in GRODZKI'S Versuchen durchweg höhere Keimprozentage auf als die unbehandelten (vergl. Kap. 2). Die unmittelbare Wirkung der Gifte auf den Samen und auf die Raupen wurde nicht untersucht. GRODZKI verwendete $20 \text{ cm}^3 \text{ CH}_3\text{Br}$ pro Kubikmeter Samen (es ist unklar, ob flüssig oder gasförmig) bzw. $200 \text{ cm}^3 \text{ CS}_2$ pro Kubikmeter Samen, jeweils mit 24 Stunden Wirkungsdauer

unter Normalatmosphäre.

Mein inzwischen tödlich verunglückter Kollege JAN JUNGCLAUS¹ behandelte im Mai 1973 große Mengen Saatgutes in der von GRODZKI beschriebenen Weise. Bis zum Oktober 1973 lagerte dieses Saatgut in einer Kühlkammer bei 3 bis 4° C. Eine in dieser Zeit am behandelten Saatgut vorgenommene Kontrolle ergab, daß in einzelnen Proben bis zu 30 % der Samen von lebenden Raupen fast ausschließlich des L4-Stadiums befallen waren. Die Behandlung der Samen nach den Angaben von GRODZKI erwies sich damit als unzureichend.

Ohne Kenntnis der Versuche von GRODZKI sollten eigene Untersuchungen klären, ob Methylbromid und Schwefelkohlenstoff grundsätzlich für eine Abtötung der Raupen in den Samen geeignet sind und mit welcher Konzentration und Wirkungsdauer befriedigende Erfolge erzielt werden können. Die Begiftung sollte einerseits den Schädling in jedem Entwicklungsstadium mit Sicherheit abtöten, andererseits aber die Keimfähigkeit der Samen nicht beeinträchtigen. Die Kontrolle nach der Behandlung bestand folglich aus zwei Teilen:

1. Prüfung des Tötungserfolges an Raupen und Puppen des Schädlings;
2. Prüfung der Keimfähigkeit der Samen.

Um dem Gift das Eindringen in den von fester Schale umgebenen Samen durch den Wurzelporus und die mit Kot gefüllten Fraßgänge zu dem Schädling zu erleichtern, fand die Begiftung in einem Gefäß mit Unterdruck statt. Der Unterdruck ließ das flüssige Gift mit herabgesetzter Siedetemperatur schneller verdampfen und bewirkte neben der allgemeinen Diffusion einen aktiven Gasstrom ins Innere der Samen.

¹) mündliche Mitteilung

Material und Methode: Während Methylbromid (CH_3Br) unter Normalatmosphäre bei Zimmertemperatur gasförmig ist (Siedepunkt: $4,5^\circ \text{C}$), siedet Schwefelkohlenstoff (CS_2) erst bei $46,25^\circ \text{C}$ (HOLLEMAN/ RICHTER 1961).

In einem Exikator mit 20 Liter Volumen befanden sich zur Behandlung zwei getrennte Kategorien von Samen:

1. Samen für die Schädlingsprobe, die wahrscheinlich befallen waren, ausgelesen aus einem großen Kollektiv nach optischen Merkmalen (vergl. Kap. 9.3.1.3).
2. Samen für die Keimprobe, aus einem gut gemischten Samenkollektiv, aus dem auch die Samen für die Nulltests (Keimprobe unbehandelter Samen) entnommen wurden.

Mit Hilfe einer Wasserstrahlpumpe wurde zunächst in dem Exikator ein Unterdruck erzeugt, wobei 97,5 % der bei Normalatmosphäre enthaltenen Luftmenge her-₃ausgesaugt wurde. Danach wurden $5 \text{ cm}^3 \text{CS}_2$ bzw. $3 \text{ cm}^3 \text{CH}_3\text{Br}$ - beides flüssig - eingeleitet. Die Flüssigkeit verdampfte sofort. Nach bestimmter Einwirkungs-dauer (5 Minuten bis 240 Minuten) wurde das Teilvakuum entspannt, so daß das Gas entweichen konnte. Unmittelbar darauf erfolgte die Schädlingsprobe und die Aussaat für die Keimprobe.

Die bei der Schädlingsprobe überlebend angetroffenen Raupen und Puppen wurden nur in einem Fall (am 16. 6. 73 nach Behandlung mit CS_2) unter günstigen Lebensbedingungen aufbewahrt, um eine eventuelle Langzeitwirkung des Giftes zu erkennen. Für die Keimversuche standen beheizte Keimschränke im Labor und Freiland-saatbeete zur Verfügung, in denen die Saat in der Weise erfolgte, wie sie MATTOS (1972) empfiehlt. Die nach 13 bzw. 20 Wochen aufgelaufenen Samen wurden gezählt. Als "gekeimt" galten alle Samen, deren Primärwurzel mindestens 1 cm aus der Schale geschoben und gesund war (keine Fäulnis, Pilze, Trockenheit usw.) oder Samen, deren Embryo und Endosperm nach Präparation gesund erschien.

Die Ergebnisse zeigt die Tab. 12. Der Unterdruck (Teilvakuum) allein beeinflußt weder die Keimfähigkeit noch die Mortalität des Schädlings. CH_3Br erweist sich als sehr wirksames Gift: Noch bei einer Einwirkungs-dauer von 5 Minuten tötet es alle Schädlingsraupen und -puppen, ohne die Keimfähigkeit der Samen zu beeinträchtigen. Bei einer Einwirkungs-

zeit von 10 Minuten sinkt die Keimfähigkeit schon fast auf den halben Wert. CS_2 muß dagegen mindestens 210 Minuten auf das Saatgut einwirken, bevor sich ein sicherer Abtötungserfolg beim Schädling zeigt. Das Keimprozent sinkt nach dieser Behandlung von 87 % (Nulltest) auf 59 %. Wirkt CS_2 nur 40 Minuten auf das Saatgut, so bleibt knapp die Hälfte der Raupen und Puppen zunächst noch am Leben, um erst im Laufe der folgenden 25 Tage einzugehen.

Eine Behandlungsdauer von 5 Minuten mit CH_3Br erwies sich somit als brauchbares Verfahren.

9.3.2.2 Versuch mit Temperaturschock

Auf jede Temperaturänderung muß sich der Insektenorganismus neu einstellen. Wechselnde Temperaturen im Bereich der Entwicklungsgrenzen (maximaler und minimaler Entwicklungsnullpunkt; vergl. Kap. 7) wirken sich im allgemeinen günstig auf die Entwicklung und die Lebensdauer der Insekten aus. Sie entsprechen den natürlichen Umweltbedingungen besser als konstante Temperaturen (EIDMANN/KÜHLHORN 1970). Setzt man Insekten jedoch künstlich starken und plötzlichen Temperaturänderungen aus, wobei die Temperaturen zeitweilig außerhalb der Entwicklungsgrenzen liegen, vermögen viele Tiere dies nicht zu überstehen. Ob und inwieweit solche Temperaturschocks geeignet sind, die Mortalität von *Cydia araucariae*-Raupen in Araukariensamen zu erhöhen, sollte folgender Versuch zeigen:

100 Samen, für die über einen Nulltest ein Keimprozent von 73 ermittelt wurde, lagerten gemeinsam mit 16 von *Cydia araucariae*-Raupen befallenen Samen 24 Stunden lang bei $37^{\circ}C$ in einem Brutschrank. Unmittelbar darauf schloß sich eine Lagerung der Samen über 68 Stunden bei minus $6^{\circ}C$ in einer Kühltruhe an. Nach dieser Behandlung wurden die 100 Samen zur Keimprobe ausgebracht, während die 16 Schädlingssraupen auf Überleben kontrolliert wurden.

Tab. 13 zeigt das folgende Ergebnis: Die behandelten Samen verloren 20 % ihrer Keimfähigkeit. Während des Aufenthaltes im Brutschrank verließen 4 Raupen wohl infolge des ungewöhnlichen Klimawechsels (vergl. Kap. 8.1.2) die Samen. Sie konnten aber den verschlossenen Behälter nicht verlassen und wurden so außerhalb der Samen befindlich mit den übrigen Samen in die Kühltruhe eingelagert. Alle 16 Raupen befanden sich nach der Behandlung in Kältestarre: Sie zeigten keinerlei Bewegung. Schon nach 5 Minuten Aufenthalt bei Zimmertemperatur (etwa 21° C) bewegten sich alle Raupen zunehmend lebhafter. Alle 16 Raupen hatten den Temperaturschock überlebt. Bei der Weiterzucht dieser Raupen in den folgenden Wochen unter günstigen Klimabedingungen und mit ausreichender Nahrung erreichten 14 Tiere das Imaginalstadium, während nur 2 Raupen vor der Verpuppung eingingen. Obwohl die Mortalität unbehandelter Raupen nicht in einem Nulltest überprüft wurde, entsprechen 12,5 % Mortalität einem Wert, der bei Raupen unter normalen Zuchtbedingungen die Regel war.

Temperaturschocks sind zur Bekämpfung der Cydia araucariae- Raupe im Araukariensamen somit nicht geeignet. Unter den geschilderten Bedingungen erwiesen sich die Samen empfindlicher als der Schädling.

10. Zusammenfassung

1. Die Literatur zu Cydia (Laspeyresia) araucariae wird dargestellt und kritisch gewürdigt.
2. Die morphologischen Merkmale aller Entwicklungsstadien von Cydia araucariae werden untersucht und beschrieben. Bei der Bearbeitung des Imaginalstadiums fielen bei einigen Exemplaren wiederholt Merkmalsunterschiede auf, die über das übliche Maß der Variation hinausgingen. Die daraufhin vermutete Präsenz zweier weiterer, unbekannter Arten (Cydia II und Cydia III) wurde von SATTLER (British Museum of London) bestätigt. Sichere Unterscheidungsmerkmale der drei Arten werden am Zeichnungsmuster der Flügel, an der Beschuppung der Beine und der Abdomina, an den Genitalorganen und an der Größe der Imagines festgestellt.
3. Es wird eine Methode für die Zucht von Cydia araucariae im Labor beschrieben.
4. Die Biologie vom Ei zum Falter wird an Laborzuchten beobachtet. Die ermittelte Entwicklungsdauer (in Tagen) gilt für den Sommer in Curitiba bei Laborbedingungen. Ei: 4; Raupen: 19; Puppen: 15.
5. In der Larvalentwicklung durchläuft die Raupe vier Stadien.
6. Die Lebensdauer der Falter liegt zwischen 2 Tagen bei Männchen ohne Wasseraufnahme bei Temperaturen über 20° C und 20 Tagen bei Weibchen mit Wasseraufnahme bei etwa 20° C.
7. Das typische Balzverhalten beider Geschlechter wird beschrieben. Weibchen kopulieren nur einmal, dagegen muß eine Mehrfachkopulation der Männchen für möglich gehalten werden.

8. Die Weibchen legen die Eier meistens einzeln, seltener auch in Zeilen und Platten, bevorzugt an versteckten und geschützten Stellen, z. B. an der Zapfenbasis ab.
9. Alternativ-Wahl-Versuche geben Aufschluß über das Bewegungsverhalten der Falter bei Licht und Dunkelheit, sowie im Windrohr bei unterschiedlichen Windgeschwindigkeiten.
10. Die Raupen schädigen alle generativen und fast alle vegetativen Organe der Araukarie (Araucaria angustifolia) in jedem Entwicklungsstadium. Es wird gezeigt, daß das Ausmaß des Schadens an Zapfen (Samen) durch eine Raupe um so größer ist, je jünger der Zapfen (Samen) ist.
11. Die Eiraupen befallen die Zapfen bevorzugt an der Basis, wo sie geschützt durch einen dichten Nadelkranz und versteckt in oft vorhandenen Spalten und Rissen zwischen den Samen leicht eindringen können.
12. Reife Samen werden im Zapfen durch den Wurzelporus von den Eiraupen befallen. Während die Eiraupe zwischen Samenembryo und Endosperm in den Samen eindringt und dabei schmale Gänge ausfrißt, ohne daß der Embryo ernsthaft verletzt wird, sind die Fraßgänge und -räume der älteren Larvenstadien größer und zerstören lebenswichtige Teile des Embryos.
13. Es wird gezeigt, daß Cydia araucariae zu allen Jahreszeiten in allen Entwicklungsstadien gleichzeitig und nebeneinander auftritt. Es gibt keine Diapause (nicht fixierter Reaktionstyp).
14. Nach Untersuchungen über die Temperaturabhängigkeit der Entwicklungsgeschwindigkeit von Cydia araucariae ergibt sich ein rechnerischer Entwick-

lungsnulipunkt der Gesamtentwicklung bei 13,9° C und eine Thermalkonstante der Gesamtentwicklung von 1031 (Tagesgrade). Daraus leiten sich für den Raum Curitiba 2 bis 3 mögliche Schädlingssgenerationen pro Jahr ab (plurivoltin).

15. Die populationsdynamische Bedeutung der abiotischen Faktoren (Temperatur, Feuchtigkeit) und der biotischen Einflüsse (Wirtspflanze, Feinde) auf den Schädling wird erörtert.
16. Die Möglichkeiten für biologische und chemische Bekämpfungsmaßnahmen werden erläutert, ihre Durchführung in Erwägung gezogen und ihre Erfolgchancen diskutiert.
17. Verschiedene Ausleseverfahren werden geprüft. Die in Brasilien für Araukariensamen praktizierte Schwimmprobe erweist sich als unzuverlässig.
18. Es werden Versuche zur Abtötung der Raupen und Puppen in den Samen beschrieben und deren Ergebnisse diskutiert. Methylbromid (CH_3Br) und Schwefelkohlenstoff (CS_2) wirken als Atemgifte. 3 cm³ (flüssig) CH_3Br im 20 Liter-Gefäß mit Unterdruck für 5 Minuten bewirkte eine vollständige Abtötung des Schädlings ohne Beeinträchtigung der Keimfähigkeit der Samen. Temperaturschocks sind zur Bekämpfung des Schädlings nicht geeignet.

Summary

1. The literature concerning Cydia (Laspeyresia) araucariae is summarized and discussed.
2. Described are the morphological characteristics of all instars of C. araucariae. Some of the adults investigated, however, showed morphological differences beyond an acceptable variation and were considered new species (Cydia II and Cydia III). This assumption was confirmed by SÄTTLER, British Museum, London. The three Cydia species are distinguishable from one another by differences in the pattern of wing markings, the scales covering the legs and abdomen, the genitalia and size.
3. Described is a method for rearing C. araucariae under laboratory conditions. The development requires 4, 19 and 15 days for egg, larvae and pupae, respectively. The larval development comprises four instars.
4. Life expectancy for the adult moth varies from 2 days for males with temperatures above 20° C and in the absence of water, and 20 days for females by about 20° C and water offered.
5. Described is the mating behaviour. Though females copulate only once, males appear capable of multiple copulations.
6. Oviposition occurs preferably at hidden and/or protected locations such as the basis of cones; usually single eggs are deposited, occasionally several eggs are found in clusters or rows.
7. Multiple-choice-experiments are used to test the locomotive behaviour of the moth under varied light and wind conditions.

8. All larval instars damage nearly all of the vegetative structures of A. angustifolia with the extent of damage decreasing with the age of the cone and/or seed.
9. The first larval instar preferably attacks the cone basis where penetration is eased by interspaces between the seeds while a dense ring of needles provides protection.
10. First instar larvae enter mature seeds through the basal porus, feeding small galleries usually without mayor damage to the seed embryo. In contrast, the larger galleries of subsequent instars do destroy vital parts of the embryos.
11. C. araucariae is found in all stages of development throughout the year; there is no diapause. In the Curitiba, Paraná, region the moth appears to be multivoltin with potentially 2-3 generations per year.
12. Discussed are further: the influence of temperature and humidity, host condition and antagonists on the population dynamics of C. araucariae as well as measures for biological and chemical control of the pest.
13. Tested were several techniques for separating damaged seeds. Water immersion, a technique commonly used in Brazil, proved insatisfactory.
14. Experimental sanitation of seed material led to the conclusion that 3 ml of liquid Methylbromid CH_3Br in a 20 liter flask effects complete control of the seed provided vacuum is applied for 5 minutes. CH_3Br as well as carbon-disulfide (CS_2) act as respirational insecticide. Shock treatment applying low and high temperatures do not appear suitable as a control technique.

Resumo

1. A literatura sobre Cydia (Laspeyresia) araucariae foi referida e discutida.
2. As características morfológicas de todas as fases de desenvolvimento da C. araucariae foram analisadas e descritas. Alguns adultos mostraram diferenças características, as quais são mais do que as necessárias para esclarecer uma variedade de espécie. Assim a suspeita de mais duas espécies ainda desconhecidas (Cydia II e Cydia III), foi confirmada por SATTler do Museu Britânico de Londres.
As diferenças características das três espécies foram verificadas nos desenhos das asas, nas escamas das pernas e no abdome, nos órgãos genitais e na envergadura das asas.
3. Foi desenvolvido um método para criação de Cydia araucariae em cativeiro.
4. O ciclo biológico foi desenvolvido em criações no laboratório. No período de verão e em condições de laboratório o desenvolvimento completou-se em:
4 dias para ovos, 19 dias para lagarta e 15 dias para crisalidas.
5. A larva passa por quatro instares.
6. Os adultos vivem 2 dias sem água e até 20 dias quando ingerem água, a uma temperatura de 20° C.
7. O ritual para a copulação é típico para ambos os sexos. As fêmeas copulam apenas uma vez; enquanto os machos podem realizar mais de uma copulação.
8. Em geral as fêmeas colocam os ovos isoladamente. Raramente eles são colocados em fileiras ou aglomerados, em todos os casos há uma preferência para locais ocultos e protegidos, como por exemplo a base da pinha.

9. Experimentos com um tubo em forma de "T", mostraram o comportamento dos adultos perante a luz, a escuridão e a diferentes velocidades do vento.
10. As larvas danificam todos os órgãos reprodutivos e vegetativos da Araucaria angustifolia nos diversos estágios de desenvolvimento. Os danos são mais graves, quanto mais jovem for a pinha.
11. As larvas recém eclodidas atacam a pinha de preferência na sua base, onde podem penetrar com facilidade e abrigarem-se na densa coroa de bracteas e pinhões.
12. Quando existem na pinha pinhões maduros, eles são atacados pelas larvas recém eclodidas através dos poros de suas bases. Estas larvas não danificam o embrião, porque elas abrem galerias estreitas entre este e o endosperma. Ao contrário as larvas de instares mais avançados destroem partes vitais do embrião.
13. Demonstrou-se que durante as quatro estações do ano ocorrem simultaneamente todas as fases de desenvolvimento da Cydiy araucariae. Não ocorre nenhuma diapausa.
14. Os experimentos sobre a dependência de temperatura e a velocidade de desenvolvimento, demonstraram que o limiar de desenvolvimento está a 13,9° C e a constante térmica é de 1031 graus dias. Isto possibilita para a região de Curitiba 2 a 3 gerações por ano, portanto sendo um inseto pluri-voltino.
15. Foi abordado o efeito dos fatores abióticos (temperatura e umidade) e dos bióticos (hospedeiro e inimigos naturais) na dinâmica populacional.

16. Foram descritas as possibilidades para o controle biológico e o químico, também as suas execuções e chances foram examinadas.
17. Vários métodos de seleção de pinhões foram testados. A prática de fazer os pinhões boiarem para a seleção, conhecida como "Prova SCHENKEL", demonstrou ser falha.
18. Os experimentos realizados para matar as larvas e crisálidas dentro dos pinhões foram descritos e discutidos. O brometo de metila (CH_3Br) e o bisulfeto de carbono (CS_2) atuaram como bons fumigantes. 3 cm^3 de brometo de metila colocados num recipiente de volume igual a 20 l e durante 5 minutos, foi a dose suficiente para matar todas as larvas sem prejudicar a capacidade germinativa dos pinhões. Experimentos com choques de temperaturas demonstraram ser insuficientes.

11. Literaturverzeichnis

- BAENA, E. de S., 1970: A produção de mudas na fazenda Monte Alegre (Viveiro Lagoa). Floresta, UFP, Curitiba 3: 37 - 43.
- BORROR, D. J. und DWIGHT, M. D., 1968: Introdução ao Estudo dos Insetos. São Paulo: Editora Edgard Blücher Ltda.
- CARVALHO, A. L. de, 1950: Contribuição ao Estudo da Biologia na Estação Florestal dos Pardos. Anuar. Bras. Econ. Flor., Rio de Janeiro 3: 208 - 222.
- COSTA LIMA, A. da, 1945: Lepidopteros. 1ª: 329 in: Insetos do Brasil. Tomo 5 cap. 28, Rio de Janeiro: Esc. Nac. de Agronomia.
- COSTA LIMA, A. da, 1952: Sobre dois Microlepidopteros (Tortricoidae Grapholitidae). Mem. Inst. Osw. Cruz 50: 249 - 257.
- DYAR, 1890: The number of molts in lepidopterous larvae. Psyche, Bd. 5.
- EIDMANN, H. und KÜHLHORN, F., 1970: Lehrbuch der Entomologie. Hamburg und Berlin: Paul Parey.
- FORSTER, W. und WOHLFAHRT, T. A., 1954: Die Schmetterlinge Mitteleuropas. Bd. 1: Biologie der Schmetterlinge. Frankh'sche Verlagshandlung Stuttgart.
- FRANZ, J. M. und KRIEG, A., 1976: Biologische Schädlingsbekämpfung. 2. Aufl., Berlin und Hamburg: Paul Parey.
- GERASIMOV, A., 1952: Fauna der UdSSR. Lepidopteren. Teil I. Schmetterlingsraupen. Akad. d. Wissenschaften Leningrad und Moskau 2.

- GRODZKI, R. M., 1972: Pesquisas dos efeitos do CS₂ e CH₃Br no expurgo de sementes da Araucaria angustifolia para o combate da lagarta de Laspeyresia araucariae. Floresta, UFP, Curitiba 1: 26 - 29.
- HOFFMANN, D. und SCHÖNHERR, J., 1973: Notas previas sobre Laspeyresia araucariae. Trabalho apresentado ao II. Congresso Florestal Brasileiro, realizado em Curitiba de 17 a 21 de setembro de 1973.
- HOLLEMANN, A. F. und RICHTER, F., 1961: Lehrbuch der organischen Chemie. Berlin: Walter de Gruyter & Co.
- HUECK, K., 1966: Die Wälder Südamerikas - Ökologie, Zusammensetzung und wirtschaftliche Bedeutung. Stuttgart: Gustav Fischer.
- HUECK, K. und SEIBERT, P., 1972: Vegetationskarte von Südamerika. Stuttgart: Gustav Fischer.
- JANKAUSKIS, J., 1970: Ensaio sobre a influencia da imersão na seleção e germinação de Araucaria angustifolia. Floresta, UFP, Curitiba 3: 53 - 57.
- KOSCINSKI, M., 1934: O pinheiro brasileiro na silvicultura paulista. Bol. Secret. Agric. Ind. Com. Est. S. Paulo I, 1: 56 pp.
- MAACK, R., 1968: Geografia física do Estado do Paraná. Curitiba: Roesner Ltda.
- MATTOS, J. R., 1972: O Pinheiro Brasileiro. São Paulo: Editora Chacaras e Quintais Ind. e Com. Ltda.

- MOOSMAYER, H., 1972: Forst- und holzwirtschaftliche Entwicklung in Brasilien. Allg. Forstzeitschr. 3: 32 - 34.
- OHNESORGE, B., 1976: Tiere als Pflanzenschädlinge. Stuttgart: Georg Thieme Verlag.
- PASTRANA, J. A., 1950: Una nueva peste en Araucarias de Misiones (República Argentina) - Lepidoptera Grapholitidae. Rev. de Investigaciones agrícolas 4 (2): 243 - 246.
- PILGER, R., 1926: Araucariaceae. In: ENGLER, A. und PRANTL, K.: Die natürlichen Pflanzenfamilien. Berlin: Duncker & Humblot.
- SCHRÖDER, D., 1966: Zur Kenntnis der Systematik und Ökologie der Evetria-Arten (Lepid. -- Tortricidae). Z. angew. Entomol. 4: 333 - 429.
- SCHWERDTFEGGER, F., 1970: Waldkrankheiten. Hamburg und Berlin: Paul Parey.
- SPEIDEL, G., 1972: Forstliche Bildungshilfe: Partnerschaft zwischen den Universitäten Freiburg i. Br. und Curitiba (Brasilien). Allg. Forstzeitschrift 3: 51 - 52.
- PSCHORN-WALCHER, H. und ZWÖLFER, H., 1968: Von Konkurrenzerscheinungen in Parasitenkomplexen als Problem der Biologischen Schädlingsbekämpfung. Anz. Schädlingsk. Pflanzensch. 41: 71 - 76.
- STRONG, R. G. and LINDGREN, D. L., 1959: Effect of methylbromide and hydrocyanic acid fumigation on the germination of wheat. J. Econ. Ent. 52: 51.
- STRONG, R. G. and LINDGREN, D. L., 1961: Effect of methylbromide and hydrocyanic acid fumigation on the germination of corn seed. J. Econ. Ent. 54: 764.

- SWATSCHEK, B., 1958: Die Larvalsystematik der Wickler (Tortricidae und Carposinidae). Berlin: Akademie-Verlag.
- ZAJCIW, D., 1962: Observações sobre os insetos nocivos das plantas nos parques florestais do Instituto Nacional do Pinho de 1961 e 1962. Anu. Bras. de econ. flor., Rio de Janeiro. INP 14: 67 - 75.
- ZWÜLFER, W., 1934: Die Temperaturabhängigkeit der Entwicklung der Nonne (Lymantria monacha L.) und ihre bevölkerungswissenschaftliche Auswertung. Z. angew. Entomol. 21: 333 - 384.

12. Tabellen und Abbildungen

Tab. 1

Kopfkapselbreiten von *Cydia araucariae*

Rau- pen- stadium n	Kopfkapselbreite b (mm)			DYAR : $\frac{\bar{b}_{n+1}}{\bar{b}_n}$
	b_{min}	$\bar{b}$	b_{max}	
1	0.22	0.26	0.32	2.39 1.84 1.47
2	0.38	0.62	0.93	
3	0.93	1.14	1.33	
4	1.33	1.68	1.97	

Tab. 2

Imaginale Differenzierungsmerkmale
der 3 *Cydia*-Arten (♂♂):
Schuppen der Beine und des
Abdomens und
Flügel - Spannweite

Cydia araucariae		Cydia II			Cydia III				
Tibia	innen	keine B.	keine B.			keine B.			
		kl. hellgraue B.	kl. dunkelgraue B.			kl. schwarze B. (undeutlich)			
	außen	kl. schwarze B.	keine B., graue Sch.			keine B., schwarze Sch.			
		große grau-weiße B.	keine B., schwarze Sch.			keine B., weiße Sch.			
Abdomen	ventral	Grundbeschup- pung: schwarz	nur schwarze Sch.	wenige weiße Sch. in intersegmentalen Bereichen, viele weiße Sch. auf der Ventralmedianen			viele weiße Sch. in intersegmentalen Bereichen		
				min. 17	mit. 18	max. 20	min. 11	mit. 13	max. 14
Flügel - Spannweite (mm)									

B. = Bürste

Sch. = Schuppen

kl. = kleine

Tab. 3

Flügelgeäder am Hinterflügel : Unterschiede zwischen den drei *Cydia*-Arten

	Stämme von RADIUS und SUBCOSTA vereinigt ?	Media 3 vorhanden ?	Cubitus 1a vorhanden ?	Cubitus 2 vorhanden ?	Analisis 1 mit Wurzelschlinge ?
<i>Cydia</i> (Laspeyresia) <i>araucariae</i>	nein	ja	ja	ja	undeutlich
dieselbe in der Beschreibung von PASTRANA (1950)	ja	ja	ja	ja	deutlich
<i>Cydia</i> II	ja	nein	ja	nein	undeutlich
<i>Cydia</i> III	ja	ja	undeutlich	nein	deutlich

Tab. 4 Verhalten von *Cydia araucariae* gegenüber
verschiedenen Windgeschwindigkeiten im Wind-Rohr

Windgeschwin- Reaktion- digkeit der Falter m/sec	Anzahl				Prozent			
	0	1.0	1.6	4.0	0	1.0	1.6	4.0
Sitzenbleiben bei C (ohne Reaktion)	7	18	16	10	70	34	31.5	35.5
Bewegung gegen den Wind nach A und B	1	35	29	0	10	66	57.0	0
Bewegung mit dem Wind nach D	2	0	6	18	20	0	11.5	64.5
gesamt	10	53	51	28	100	100	100	100

Entwicklungsphase	Entwicklungsdauer (Tage)					
	bei 24.4°C			bei 21.8°C		
	min.	mit.	max.	min.	mit.	max.
Eier (Abb. 69)	3	3.8	4	4	4.9	7
L 1	3	4	4	3	4	6
L 2	1	2	3	4	5	6
L 3	2	3	4	4	4	8
L 4	7	10	14	7	11	15
Raupen (Summe)	13	19	25	18	24	35
Puppen (Abb. 68)	11	15.4	20	18	21.9	27
Gesamtentw. (Summe)	27	38.2	49	40	50.8	62
Gesamtentwickl. bei durchlfd. Zucht (Abb. 70)	34	-	-	40	52.1	68

Tab. 5

Entwicklungsdauer von *Cydia araucariae*
unter verschiedenen Temperaturen

Tab. 6

Temperatursumme K und Entwicklungsnulipunkt T_0
berechnet mit den Entwicklungszeiten t_1 und t_2
für die Temperaturen T_1 und T_2 nach der
Hyperbelfunktion:

$$t = \frac{K}{T - T_0}$$

Entwicklungsphase	t_1, t_2 (Tage)	T_1, T_2 (°C)	K	T_0
Eier	3.8 4.9	24.4 21.8	44.0	12.8
Raupen	19 24	24.4 21.8	237.1	11.9
Puppen	15.4 21.9	24.4 21.8	134.9	15.6
Gesamtentwicklung (summiert)	38.2 50.8	24.4 21.8	400.4	13.9
Gesamtentwicklung bei durchlfd. Zucht (min.)	34 40	24.4 21.8	589.3	7.1

Tab. 7

Dauer der Raupenentwicklung von

*Cydia araucariae*Sommer: $T = 24,4^{\circ}\text{C}$

Stadium	Dauer in Tagen																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
L 1	-	-	100	100	-	100	37.5	57.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
L 2	-	-	-	-	-	-	62.5	42.9	84.8	-	33.3	22.7	24.1	6.2	-	-	-	-	-	-
L 3	-	-	-	-	-	-	-	-	15.2	-	66.7	41.0	34.5	12.4	-	-	-	-	-	-
L 4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	36.3	41.4	21.4	100	100	-	100	-	-
n ($\hat{=}$ 100%)	-	-	9	17	-	8	8	7	19	-	6	22	29	16	3	1	-	2	-	-

Tab. 8

Dauer der Raupenentwicklung von

*Cydia araucariae*Herbst: $T = 21.8^{\circ}\text{C}$

Stadium	Dauer in Tagen		5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31
L 1			100	100	-	-	-	-	-	3	-	-	27	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
L 2			-	-	-	-	-	100	100	64	-	-	32.5	38.6	16.7	5.8	21.4	3.7	-	5.3	-	-	-	-	-	-	-	-	-
L 3			-	-	-	-	-	-	-	33	-	6.75	51.3	33.3	-	28.8	14.3	14.8	-	52.7	10	-	14.3	-	-	-	-	-	-
L 4			-	-	-	-	-	-	-	-	-	12.5	13.5	28.1	83.3	65.4	64.3	81.5	-	42.0	9.0	-	85.7	-	100	-	-	-	100
n ($\approx 100\%$)			19	35	-	-	-	8	6	94	-	16	37	57	6	52	14	27	-	19	10	-	7	-	3	-	-	-	2

Tab. 9

Gang der Monatstemperaturen in Curitiba (MAACK)
und die Summe der Temperaturen über dem
berechneten Entwicklungsnulppunkt ($T_0 = 13.9^\circ$)

Monat	T	$T - 13.9^\circ$	t	$t(T - 13.9^\circ)$
Jan.	20.4	6.5	31	202
Feb.	20.0	6.1	28	171
Mär.	19.3	5.4	31	167
Apr.	16.6	2.7	30	81
Mai	14.4	0.5	31	16
Jun.	13.0	-	30	-
Jul.	12.7	-	31	-
Aug.	14.0	0.1	31	3
Sep.	15.1	1.2	30	36
Okt.	16.2	2.3	31	71
Nov.	18.0	4.1	30	123
Dez.	19.1	5.2	31	161
Summe $t(T - 13.9^\circ)$				1031

T = durchschnittliches Monatsmittel (MAACK) in $^\circ\text{C}$

t = Dauer in Tagen

Tab. 10

3 Schwimmproben mit
Araukariensamen

Samen 1	gesamt 2	ohne Befall 3	Befall durch <i>C. araucariae</i> 4	anderer Befall 5
schwimmend	71	65	2	4
untergegangen	29	29	0	0
	100			
schwimmend	77	54	8	15
untergegangen	23	23	0	0
	100			
schwimmend	34	19	15	0
untergegangen	966	(95)*	(5)*	(0)*
	1000			

()* = von 100

Tab. 11

Schüttelversuch mit
Araukariensamen

Anzahl der Samen	Vibrations- dauer (min)	bis 12 Std. nach Vibration ausgetrelene Raupen		im Samen verbliebene Raupen	
		L 1,2,3	L 4	L 1,2,3	L 4
400	10	0	26	52	21
400	0	0	0	68	36

Tab.12

Begiftung der Araukariensamen
zur Abtötung der Raupen und Puppen
von *Cydia araucariae*

Behandlung		Dauer (min)	Zahl der Samen	Keimung		Keim %	Raupen u. Puppen		Langzeitwirkung
Art	Datum			von	bis		behandelt	Mortalität(%)	
Vakuum Nulltest	7.5.73	90 0	200 200	7.5.73	21.9.73	92 90	16 12	0 0	- -
CH ₃ Br Nulltest	3.5.73	180 0	100 100	5.5.73	21.9.73	0 73	9 7	100 0	- -
CH ₃ Br CH ₃ Br Nulltest	31.10.73	10 5 0	100 100 100	5.11.73	22.3.74	48 95 92	14 17 17	100 100 0	- - -
CS ₂ CS ₂ CS ₂ CS ₂ Nulltest	16.6.73	5 20 40 210 0	54 54 54 54 54			72 80 61 59 87	10 9 13 8 14	0 0 53 100 0	- - nach 25 Tagen: 100% - -

Tab. 13

Araukariensamen und Cydia araucariae
nach Temperaturschock

Behandlung	Samen- zahl	Keim- prozent	Raupen		
			behandelt	sofort tot (%)	später tot (%)
Hitze-Kälte	100	73	16	0	12.5
Nulltest	100	93	-	-	-



Abb. 1

Natürliches Verbreitungsgebiet der
Araucaria angustifolia
 mit Fundorten von
Cydia araucariae

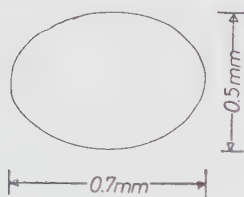
(nach HUECK und SEIBERT, 1972)

1 : 8 000 000

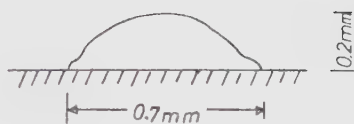
- Fundorte von *Cydia araucariae*
- Städte

Abb. 2

Das Ei von *Cydia araucariae*



a. Ansicht von oben



b. Ansicht von der Seite

Abb. 3 Eigelege von *Cydia araucariae*
(10:1)



a. einzeln



b. Zeilen



c. Platten

Abb. 4 Lage der Raupe
von *Cydia araucariae*
im Ei
(Ansicht von oben)
200 : 1

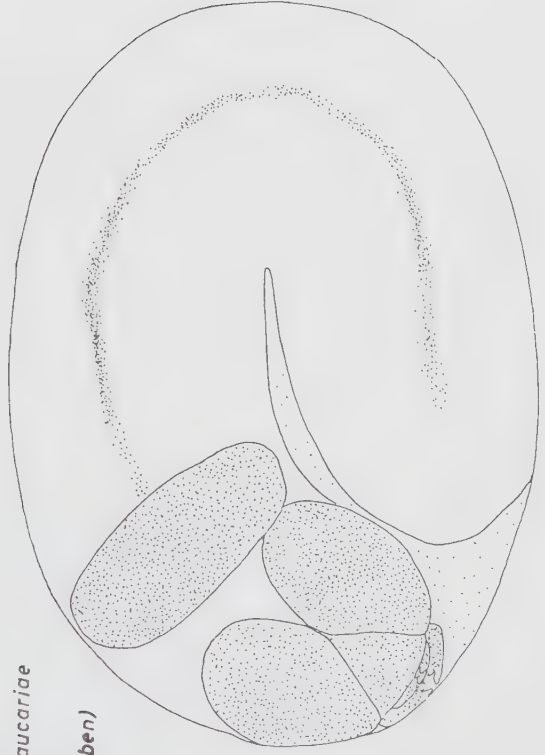
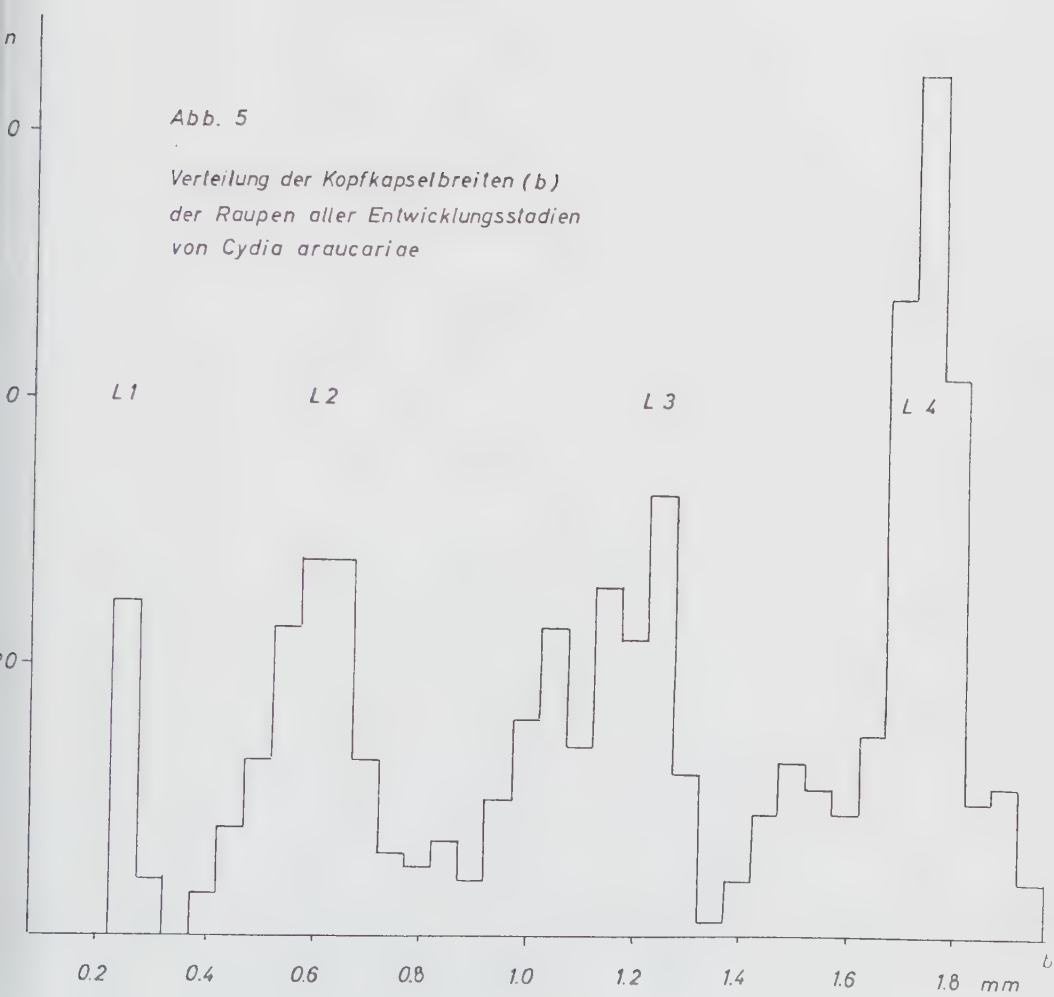


Abb. 5

Verteilung der Kopfkapselbreiten (b)
der Raupen aller Entwicklungsstadien
von *Cydia araucariae*



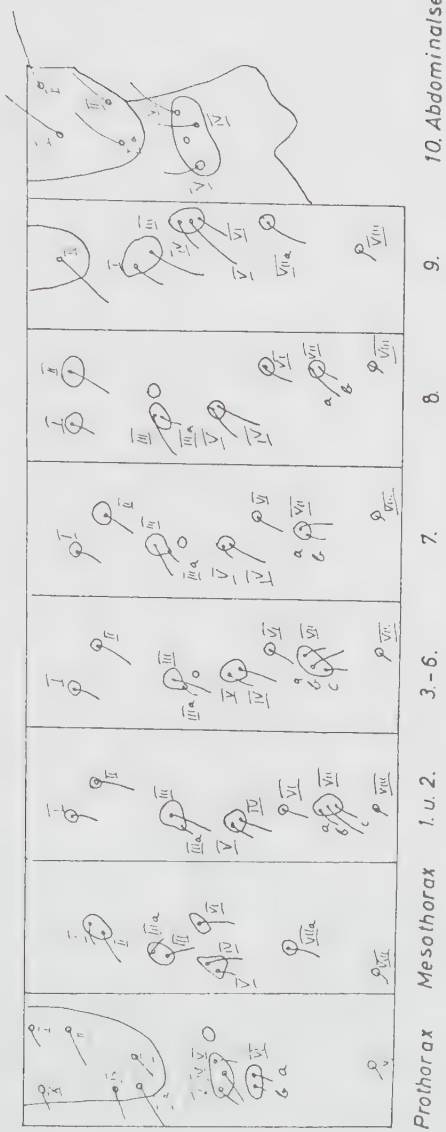


Abb. 6

Beborstung (Chaetotaxie) der Raupe
von *Cydia araucariae*

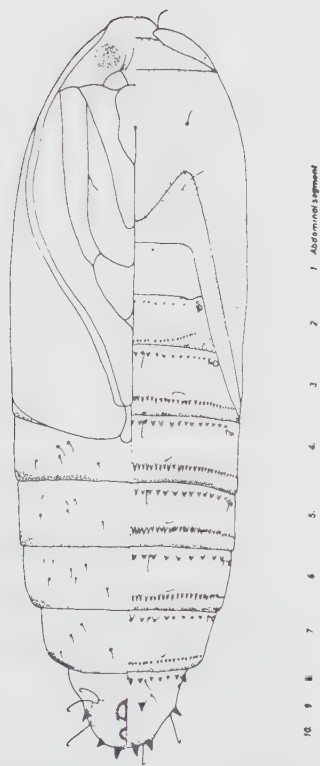


Abb. 7
Skulpturmerkmale der Puppe von
Cydia araucariae, Rücken-Bauch-
Ansicht

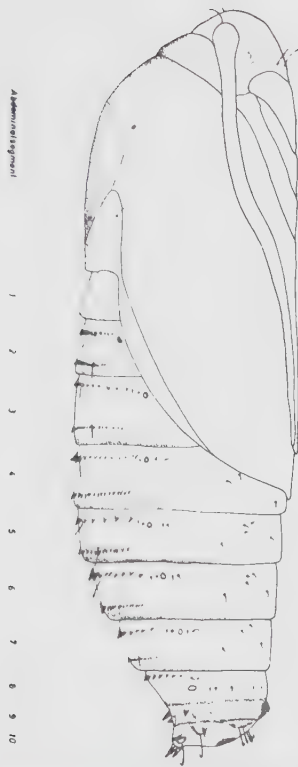
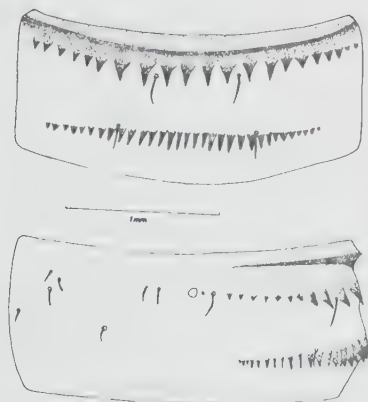


Abb. 8
Skulpturmerkmale der Puppe von
Cydia araucariae, Seitenansicht

Abb. 9
Skulpturmerkmale der
Puppe von Cydia arau-
cariae, 5. Abdominal-
ring mit Rücken- und
Seitenansicht



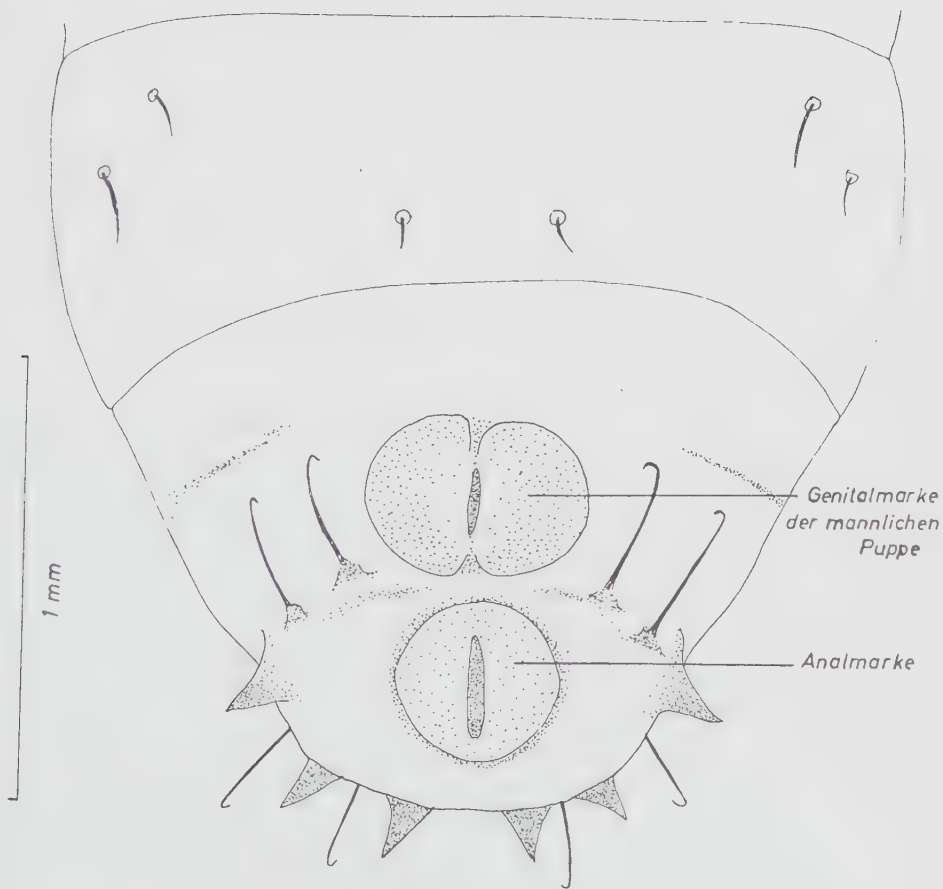


Abb. 10

Cremaster der Puppe von Cydia araucariae (♂)

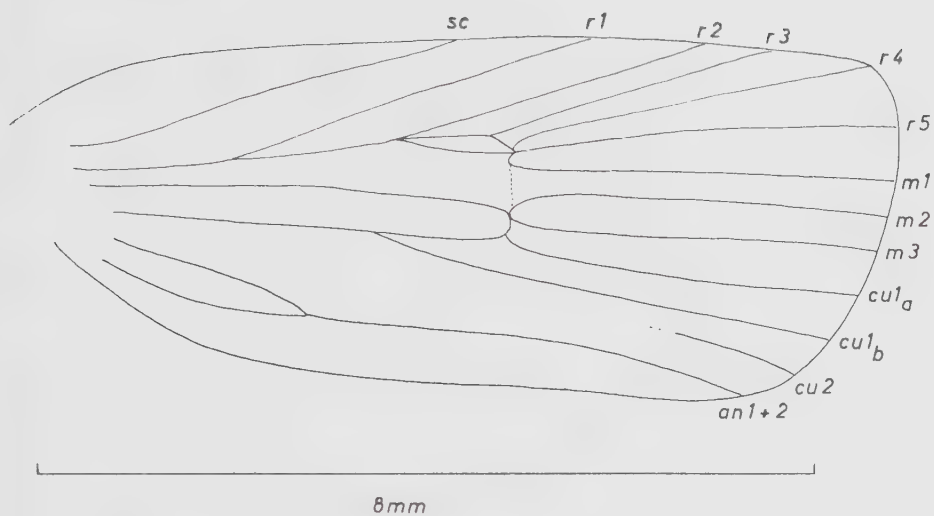


Abb. 11

Flügelgeäder (Vorderflügel) von *Cydia araucariae*

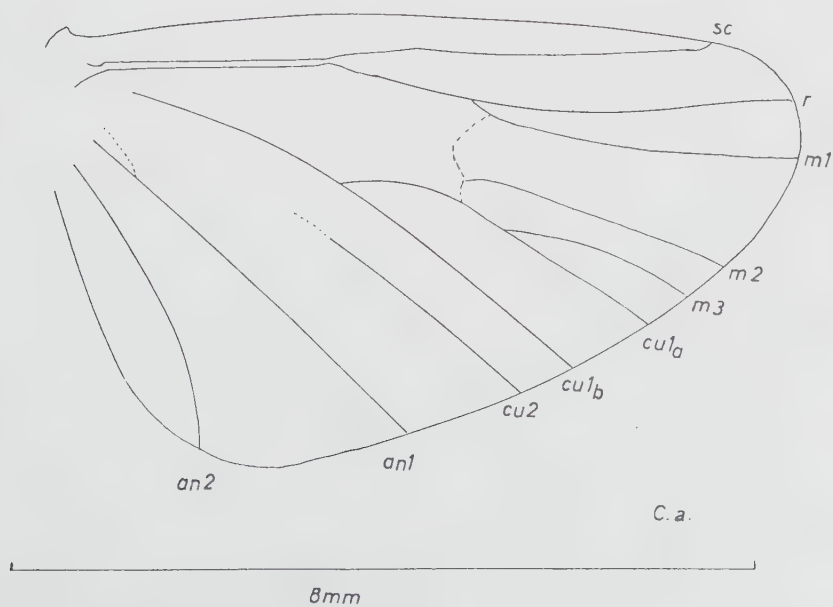


Abb. 12

Flügelgeäder (Hinterflügel) von *Cydia araucariae*

Abb. 13

Flügelgeäder
(Hinterflügel)
von *Cydia II*

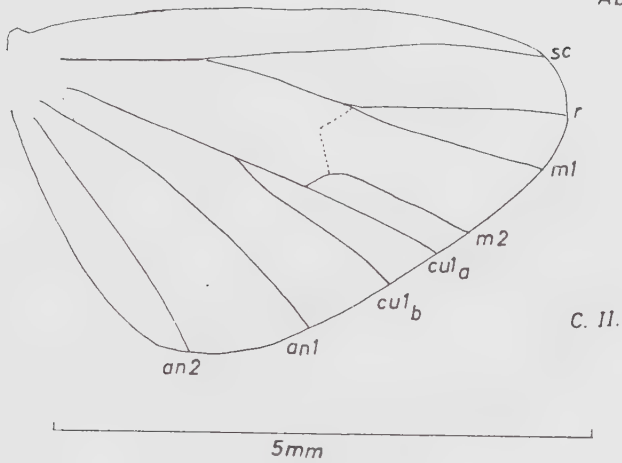
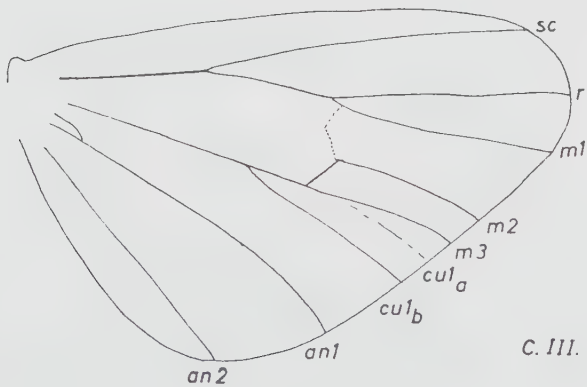


Abb. 14

Flügelgeäder
(Hinterflügel)
von *Cydia III*



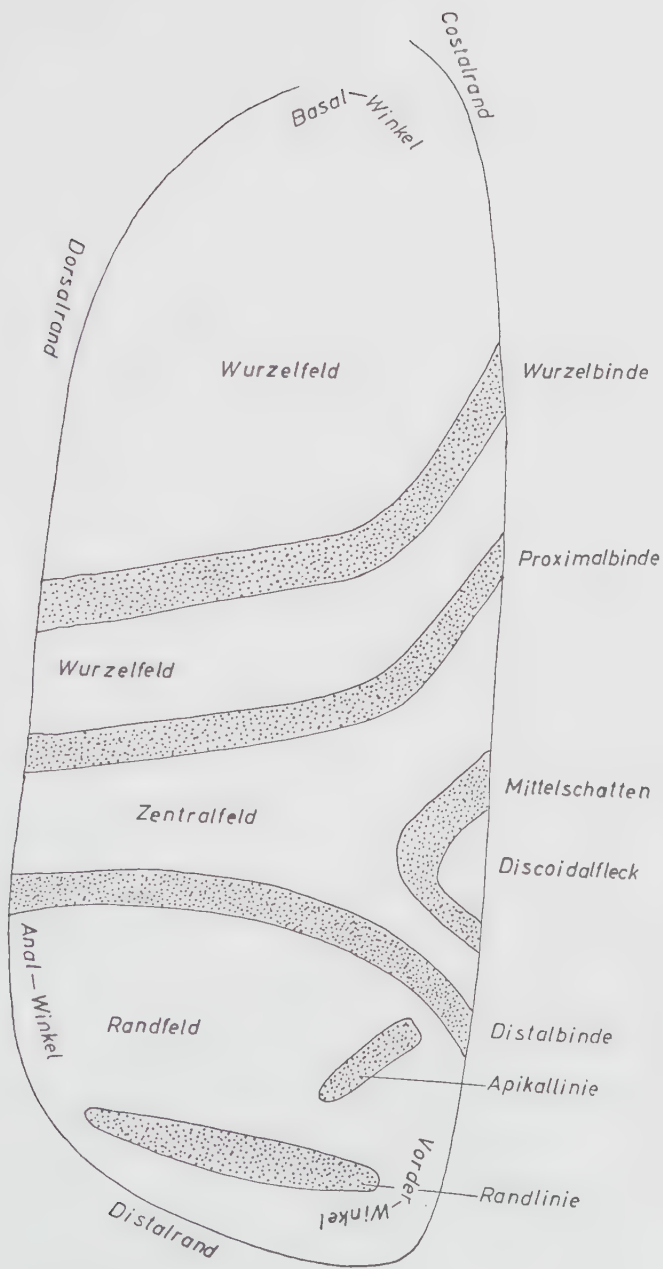


Abb. 15

Schema zur Terminologie der
Gliederungselemente des
Schmetterlingsflügels (nach HENKE, aus FORSTER
und WOHLFAHRT 1954)

Flügelbeschuppung der männlichen Falter

Vorderflügel	Hinterflügel
Abb. 16a: Oberseite <u>Cydia_araucariae</u> Abb. 16b: Unterseite	Abb. 17a: Oberseite <u>Cydia_araucariae</u> Abb. 17b: Unterseite
Abb. 18a: Oberseite <u>Cydia</u> II Abb. 18b: Unterseite	Abb. 19a: Oberseite <u>Cydia</u> II Abb. 19b: Unterseite
Abb. 20a: Oberseite <u>Cydia</u> III Abb. 20b: Unterseite	Abb. 21a: Oberseite <u>Cydia</u> III Abb. 21b: Unterseite

Vorderflügel

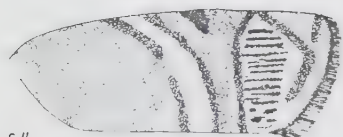
Hinterflügel



C I



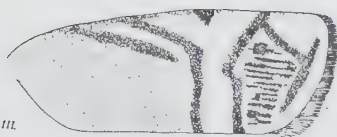
C II



C III



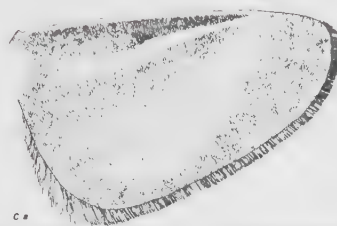
C IV



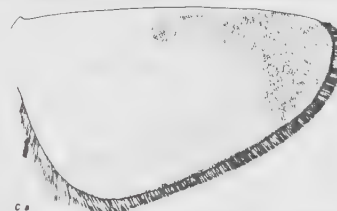
C V



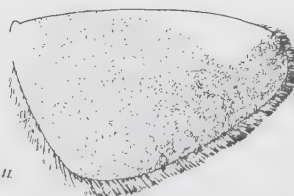
C VI



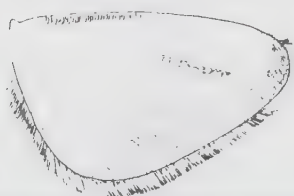
C I



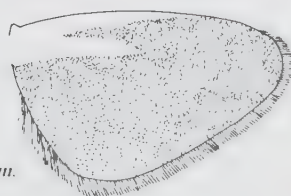
C II



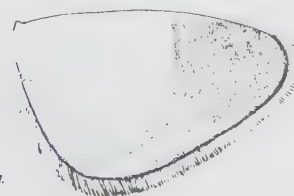
C III



C IV



C V



C VI

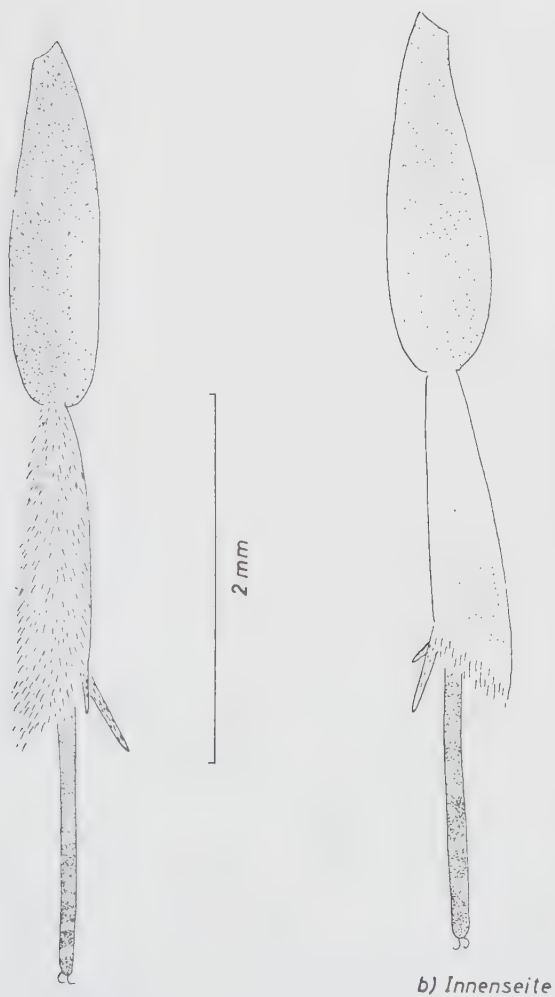


Abb. 22 a) Außenseite

b) Innenseite

des mittleren Beinpaars von *Cydia araucariae*

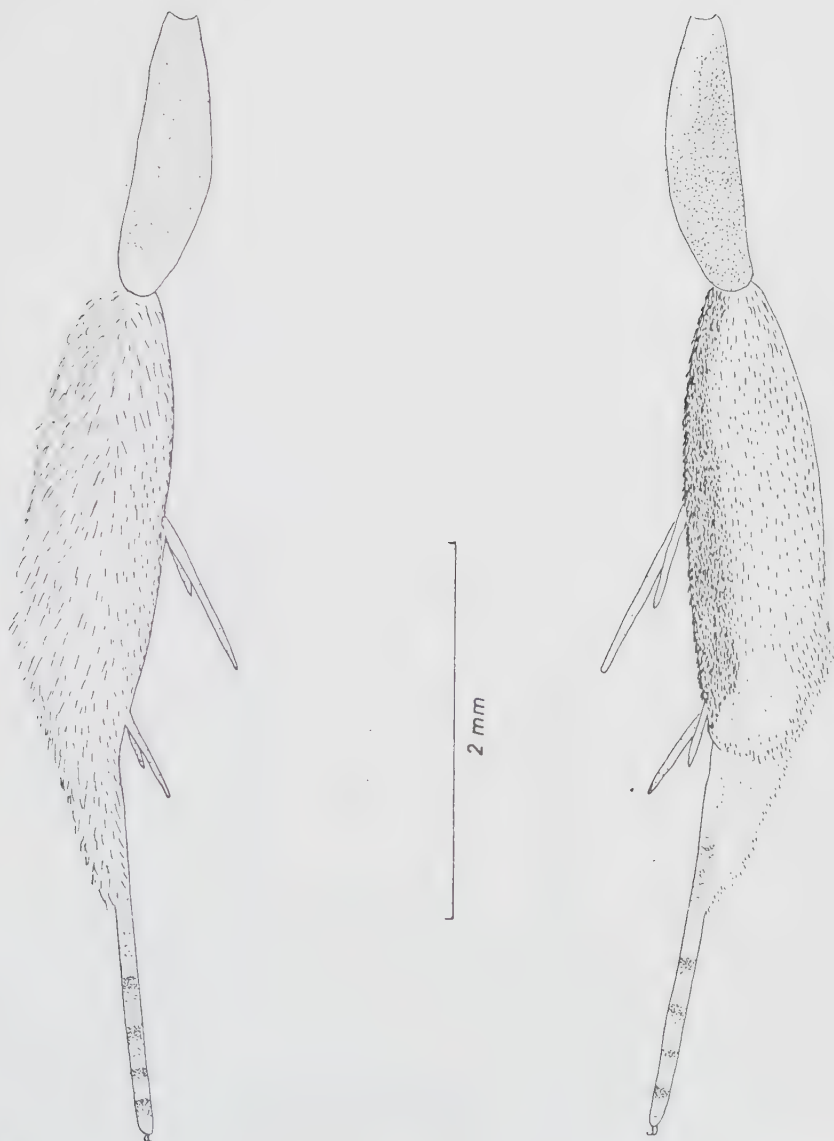


Abb. 23

a) Außenseite

b) Innenseite

des hinteren Beinpaars von *Cydia araucariae*

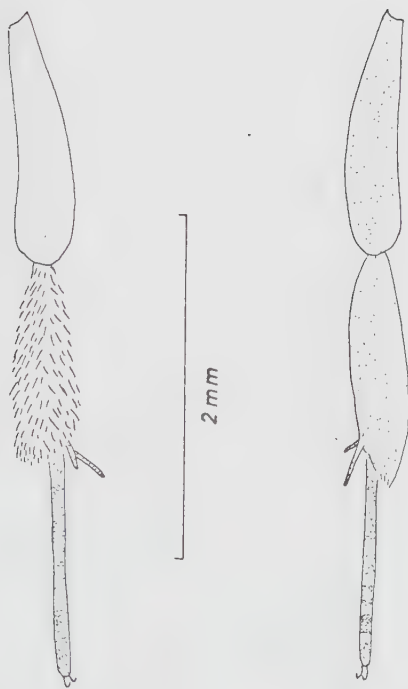


Abb. 24

a) Außenseite

b) Innenseite

des mittleren Beinpaars von *Cydia II*

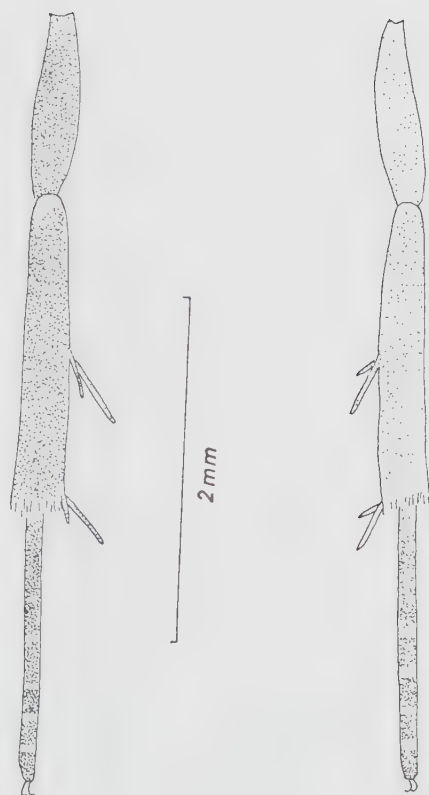


Abb. 25

a) Außenseite

b) Innenseite

des hinteren Beinpaars von *Cydia II*

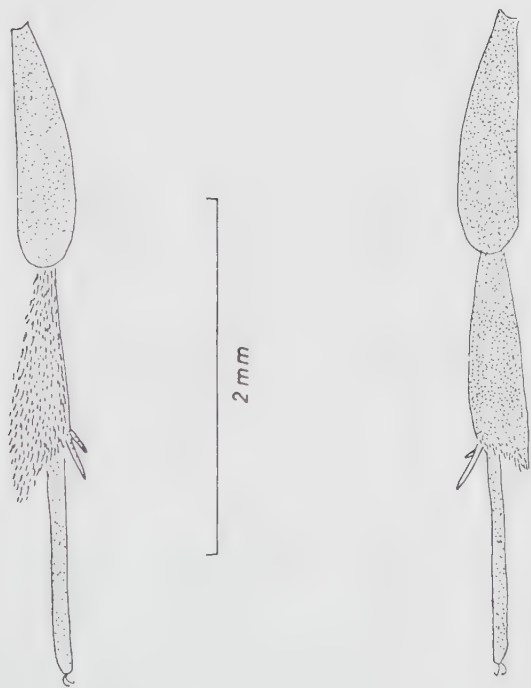


Abb. 26

a) Außenseite

b) Innenseite

des mittleren Beinpaars von *Cydia III*

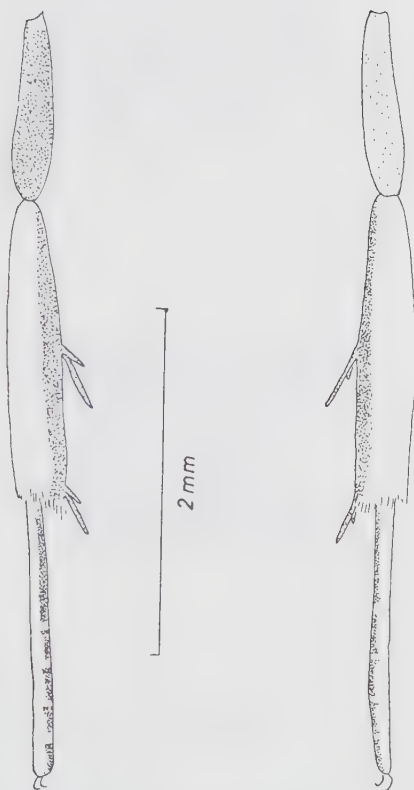


Abb. 27

a) Außenseite

b) Innenseite

des hinteren Beinpaars von *Cydia III*

Beschuppung der Ventralseite des Abdomens bei:



Abb. 28 *Cydia araucariae* (♂)

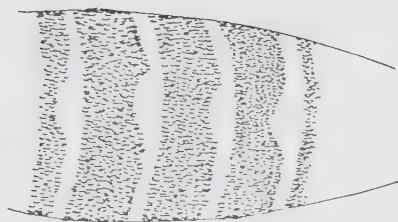


Abb. 29 *Cydia II* (♂)

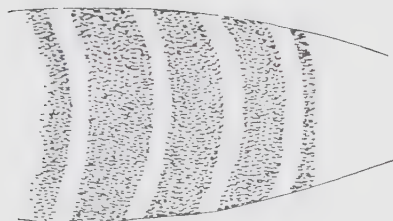


Abb. 30 *Cydia III* (♂)

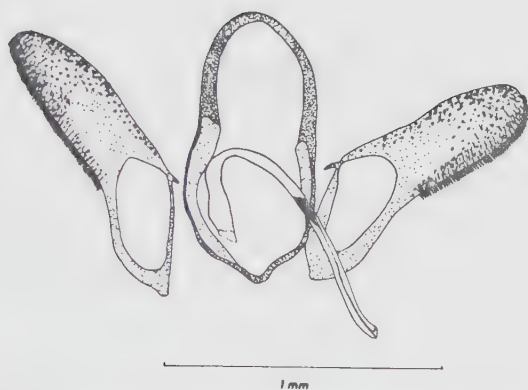


Abb. 31
Männliche Genitalorgane von
Cydia araucariae

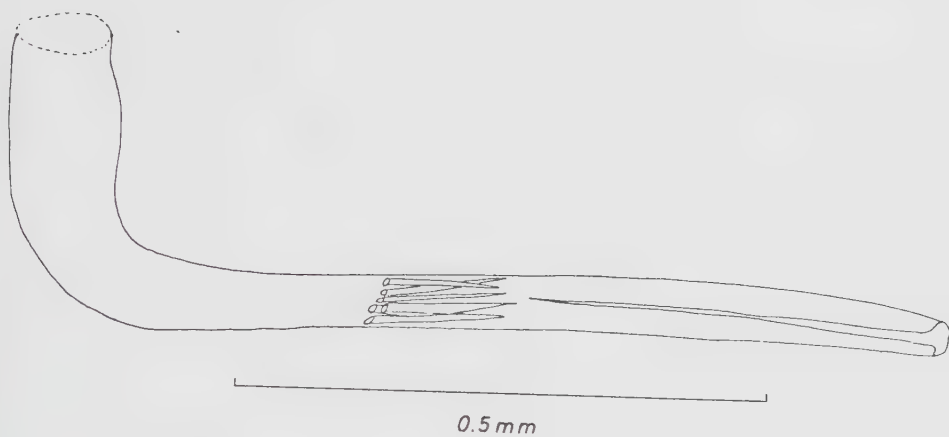


Abb. 32 *Penis von Cydia araucariae*

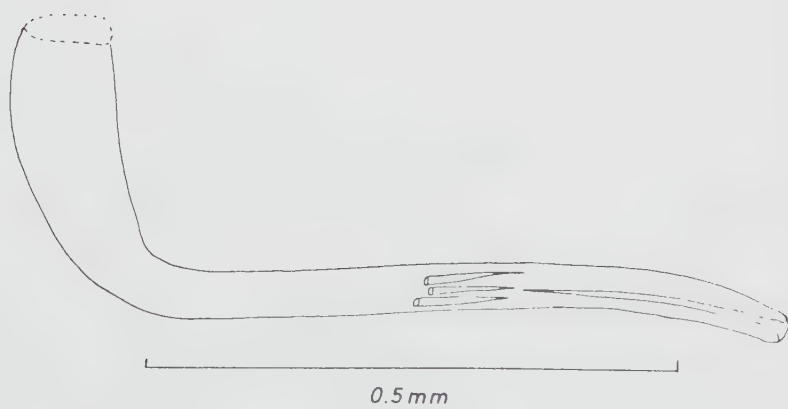


Abb. 33 *Penis von Cydia II und Cydia III*

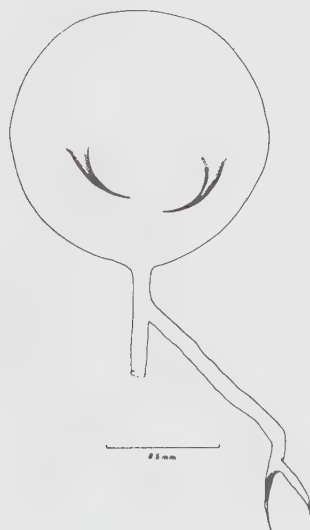


Abb. 34
Bursa copulatrix von
Cydia araucariae



Abb. 36
 Lamina dentata von
Cydia II und Cydia III



Abb. 35
 Lamina dentata von
Cydia araucariae

Erklärungen zu Abb. 37:

Fraßgänge von Cydia_araucariae im
reifen Samen der Araucarie.

- a. im L1-Stadium
- b. im L2-Stadium
- c. im L3-Stadium
- d. im L4-Stadium bzw. Puppenstadium
- e. durch zwei Raupen bis zum L4-Stadium;
der Samen ist bereits verlassen: zwei
Ausbohrlöcher
- f. durch eine seitlich eingedrungene
L4-Raupe, die inzwischen verpuppt ist

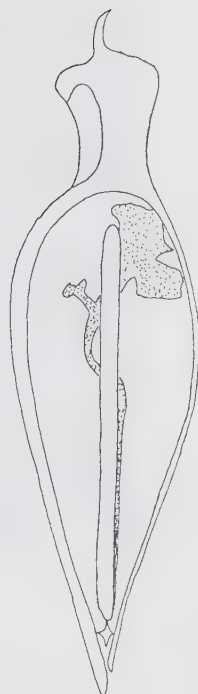
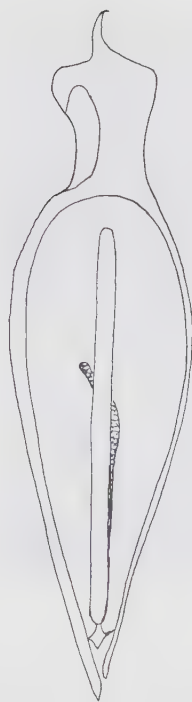


Abb. 37

a.

b.

c.

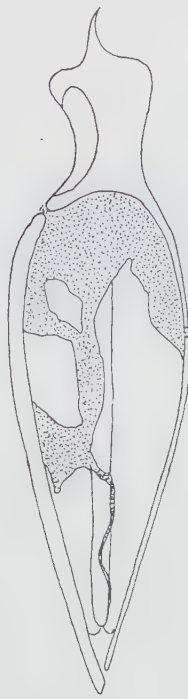
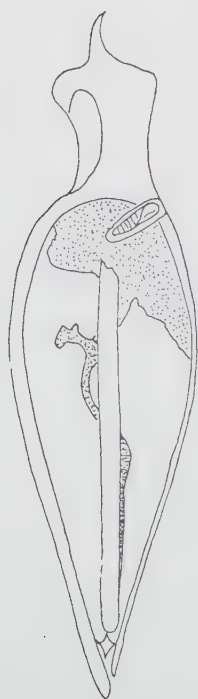


Abb. 37

d.

e.

f.



Abb. 38
Frisch geschlüpfter männlicher
Falter von *Cydia araucariae* beim
Strecken und Trocknen der Flügel

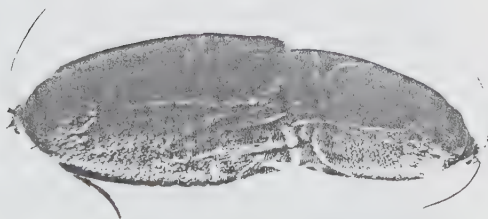


Abb. 39
Kopulierende Falter von *Cydia araucariae*

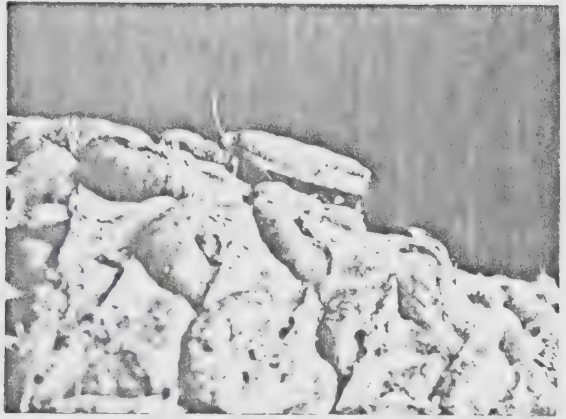


Abb. 40
Weibchen von Cydia araucariae
auf der Zapfenoberfläche bei
der Eiablage

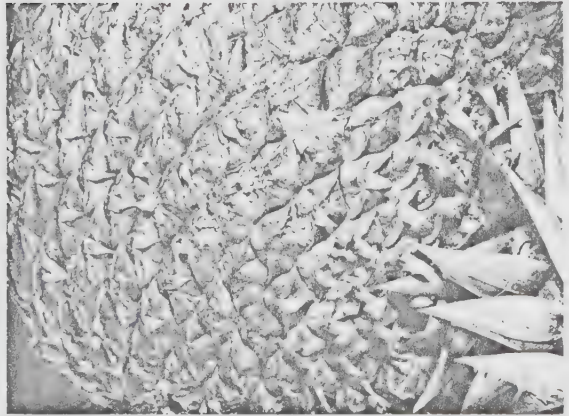


Abb. 41
Ansicht der Zapfenbasis und der Achse,
bevorzugte Eiablageorte für Cydia araucariae;
feines Genagsel und Kotkrümel von einge-
bohrten L1-Raupen zeigt Befall an



Abb. 42

Versuchseinrichtung zur Untersuchung des Verhaltens der Falter von *Cydia araucariae* gegenüber Licht (Hell - Dunkel - Wahlversuch)

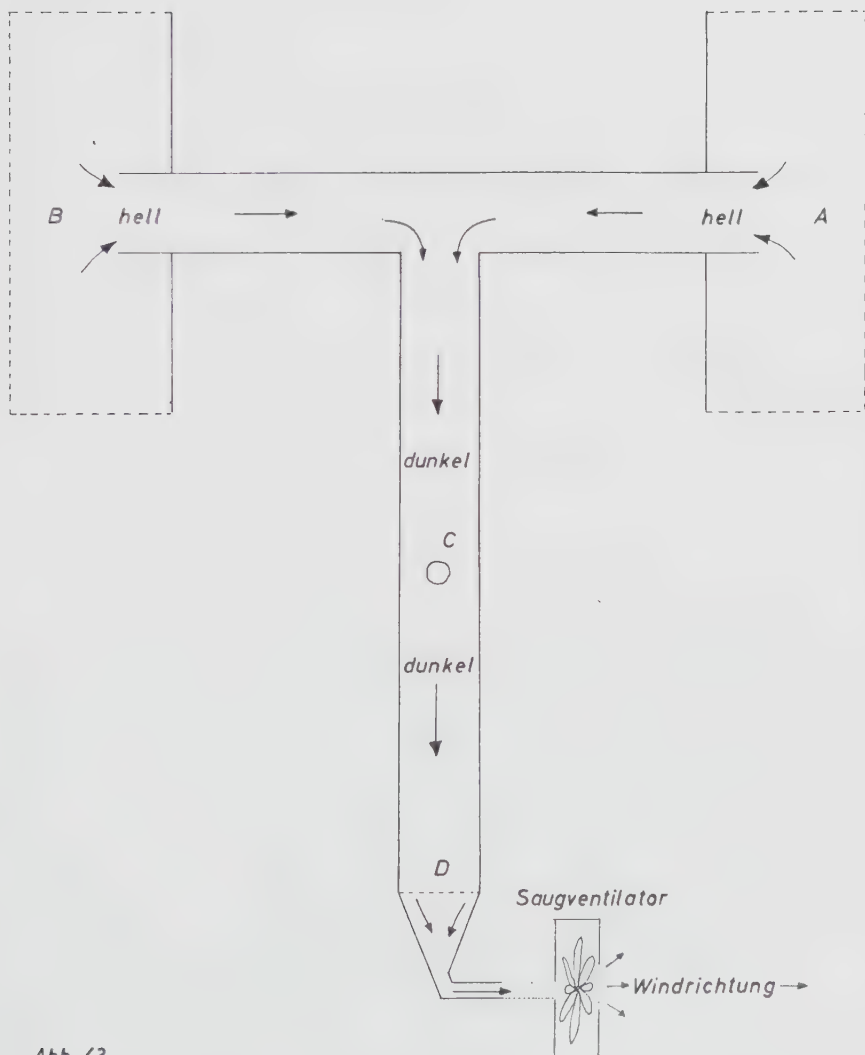


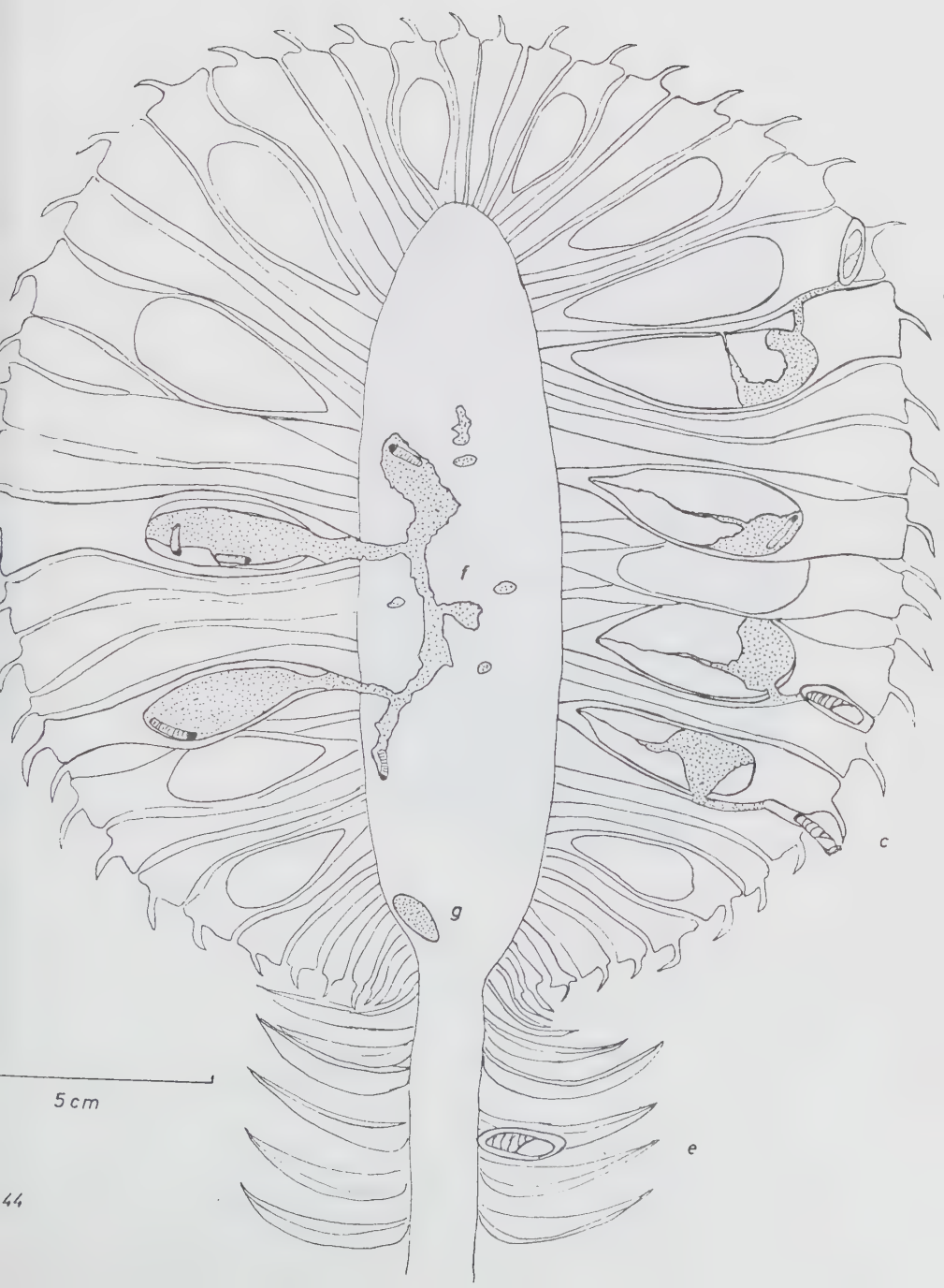
Abb. 43

Versuchseinrichtung zur Untersuchung des Verhaltens der Falter von *Cydia araucariae* gegenüber Wind (Windrohrversuch)

Erklärungen zu Abb. 44:

Schematische Darstellung eines Längsschnittes durch einen reifen, von Cydia_araucariae befallenen Zapfen (die Karpelle und intersementalen Spalten sind stärker als die übrigen Teile vergrößert):

- a. Eine Raupe im L4-Stadium noch im Samen befindlich
- b. Die Raupe hat sich ausgebohrt und zwischen einem sterilen und dem befressenen fertilen Samen verpuppt
- c. Der Falter ist geschlüpft, die Puppenhülle steckt noch in der Gespinströhre
- d. Eine Raupe hat sich zur Verpuppung in einem vorher nicht befressenen Samen eingebohrt, ohne dessen Keimfähigkeit zu beeinträchtigen
- e. Verpuppung an der Unterseite einer Nadel der Triebachse unterhalb des Zapfens
- f. Fraßbild mehrerer Raupen in zwei fertilen Samen, die völlig zerstört sind. Die Fraßgänge führen aus den leergefressenen Samen infolge Trockenheit und Nahrungsmangel in das noch feuchte Innere des Zapfens, die Spindel
- g. Quer angeschnittener Fraßgang einer Larve von Taurorcus_chabrilacii



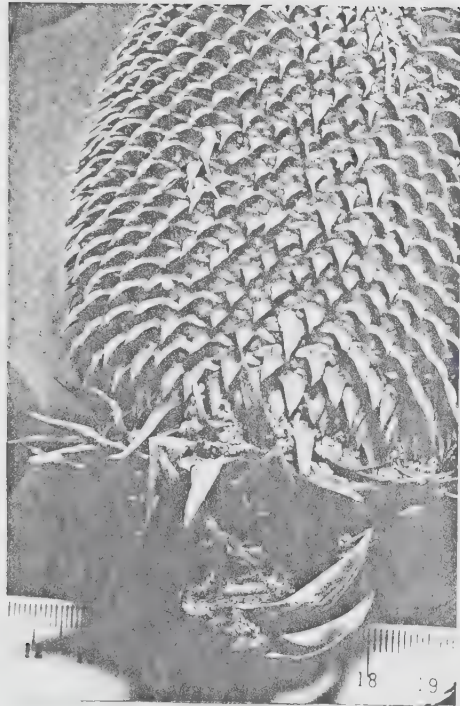


Abb. 45

Einjähriger Zapfen von Araucaria angustifolia.
Raupenkot, Genagsel und Harz zeigt den Befall
durch Cydia araucariae an

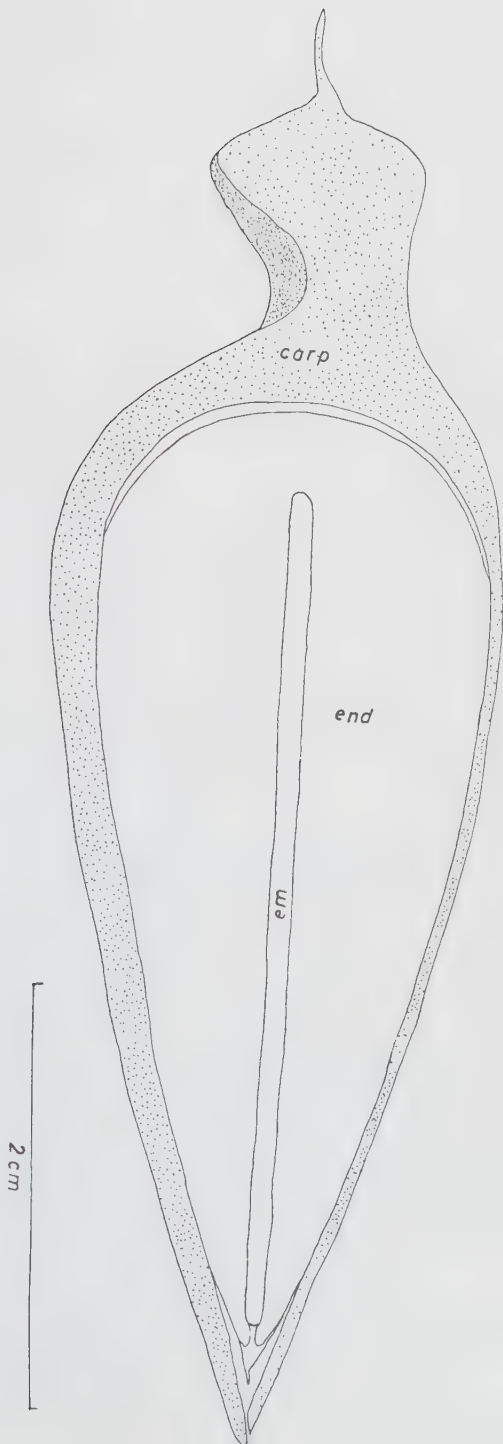
Abb. 46

Schematischer Längsschnitt
durch einen reifen Samen

carp = Fruchtblatt

em = Embryo

end = Endosperm



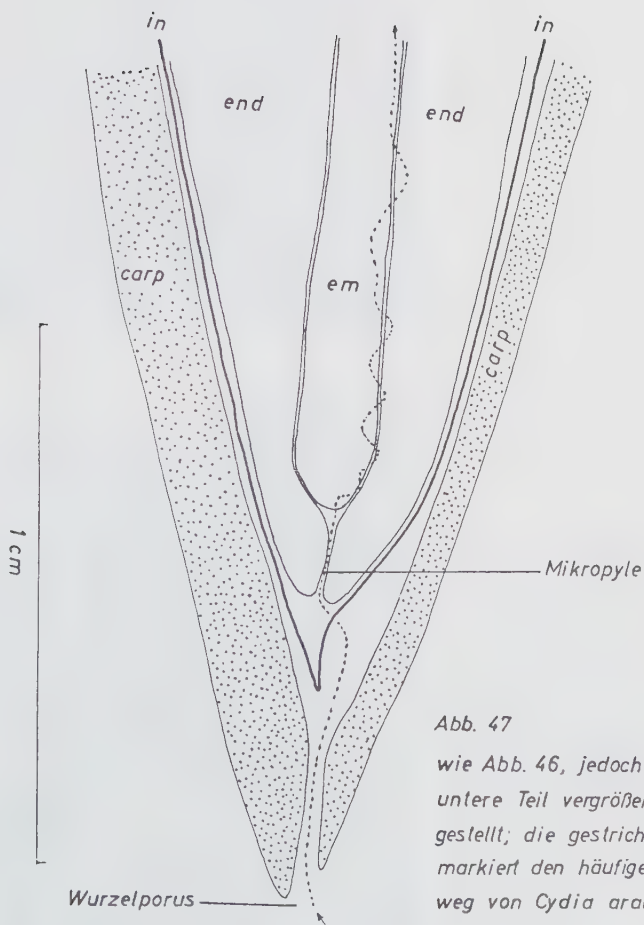


Abb. 47

wie Abb. 46, jedoch nur der untere Teil vergrößert dargestellt; die gestrichelte Linie markiert den häufigen Befallsweg von *Cydia araucariae* (in = Integument)

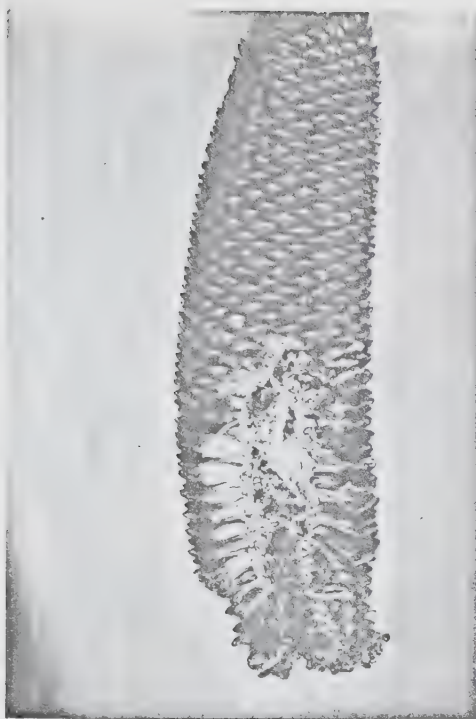


Abb. 48

Basaler Teil eines Strobilus, in der Bildmitte sind die Stamina entfernt, um den Blick in die ausgefressene Achse freizugeben. Im oberen Teil der Fraßstelle ist der Kopf einer Cydia II-Raupe zu erkennen



Abb. 49

Basaler Teil eines Strobilus mit Triebachse, in der eine Cydia-Raupe miniert. Deutlich sichtbar ist der dichte Kranz eng anliegender Nadeln an der Strobilus-Basis



Abb. 50

Basis einer weiblichen Blütenanlage mit Raupenkot von Cydia sp. Die weiße Fläche auf der herabgebogenen Nadel ist das unter einem Gespinst verborgene Eigelege einer Webespinnenart

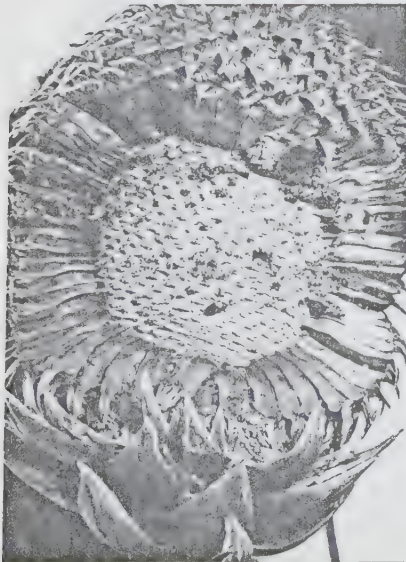


Abb. 51

Einjähriger, ausgetrockneter Zapfen von Araucaria angustifolia; in der Bildmitte sind die Samen entfernt, so daß die von Cydia-Raupen perforierte Spindel sichtbar wird. Zwischen den Samen und im Bereich der Zapfenbasis ist Raupenkot zu sehen

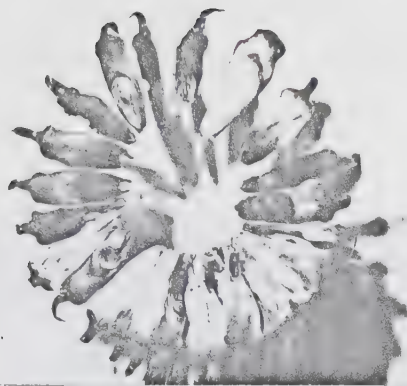


Abb. 52

Eine Sammlung von Samen aus einem
einjährigen Zapfen von Araucaria
angustifolia mit Fraßschaden der
Raupen

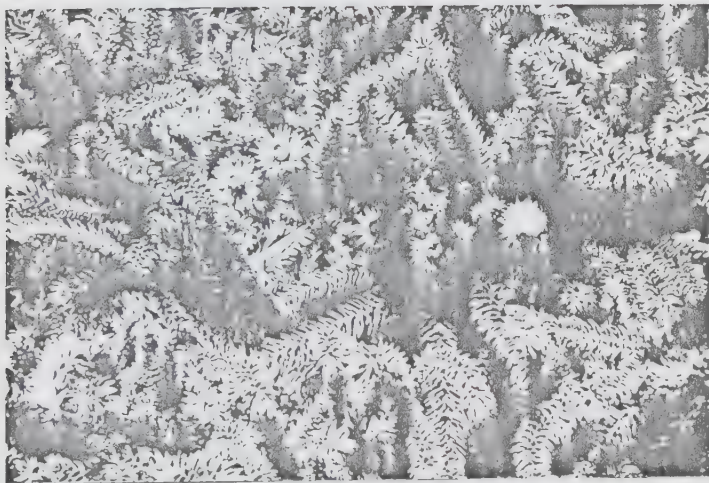


Abb. 53

Teilansicht der Krone einer weiblichen Araukarie
mit mehreren, wenige Monate alten Zapfen.
Wenigstens bei sechs Zapfen in der Bildmitte ist
Befall durch Cydia araucariae an der deutlichen
Braunfärbung zu erkennen. Diese Zapfen sterben ab



Abb. 54

Längsschnitt durch einen reifen Samen, dessen Schale entfernt wurde. Seitwärts am Embryo ist der mit weißem Kot vollgestopfte Fraßgang einer L1-Raupe von *Cydia araucariae* zu erkennen. Die oberen großen Fraßräume wurden später von derselben, inzwischen zum L3- und L4-Stadium entwickelten Raupe angelegt



Abb. 55

Längsschnitt durch einen reifen, von *Cydia araucariae* völlig zerstörten Samen. Der obere Teil besteht ausschließlich aus Kot, während unten das Hypokotyl, die Radikula und das benachbarte Nährgewebe durch Pilze (Sekundärinfektion) zerstört ist. Gut sichtbar sind die Fraßgänge von zwei oder drei L1-Raupen, von denen die Pilzinfektion ausgeht



Abb. 56

Reifer Samen, dessen Schale und die meisten Teile des Integuments entfernt wurden. Im Fraßloch ist das Abdomen einer L4-Raupe sichtbar



Abb. 57

Reifer Samen, dessen Schale und die meisten Teile des Integuments entfernt wurden. Obwohl der untere Teil des Endosperms von Cydia araucariae befallen ist, keimt der Samen; die Radikula ist jedoch durch leichte seitliche Schädigung deformiert



Abb. 58

Seitlich in einen reifen Samen eingedrungene L1-Raupe (hier bereits zur L2-Raupe gehäutet), die einen Plätzefraß unter dem (künstlich entfernten) Integument ausführte und nun in die Tiefe des Endosperms vorzudringen beginnt



Abb. 59

Eine von *Cydia araucariae* völlig zerstörte Knospe. Unterhalb der Knospe hat sich die Raupe teilweise im Sproß, teilweise unter toten Nadeln und Kot verpuppt



Abb. 60

Ein etwa 18 Monate alter vertrockneter Zapfen von Araucaria angustifolia mit einer Puppenhülle von Cydia araucariae, deren abdominaler Teil noch in oder zwischen den Samen steckt



Abb. 61

Puppenhülle von Cydia araucariae im Ausbohrloch an einem reifen Samen



Abb. 62

links: Geöffnetes Gespinst
einer Puppe von Cydia
araucariae an einem abge-
storbenen Zweig von
Araucaria angustifolia
rechts: eine Puppenhülle
am toten Zweig



Abb. 63

Puppenhülle von Cydia
araucariae zwischen den
Brettfugen einer Kiste
steckend, in der Saatgut
transportiert worden war



Abb. 64

Basaler Teil eines grünen Strobilus. Die Kotkrümel weisen auf Befall von Cydia-Raupen hin



Abb. 65

Ein Strobilus, dessen Stamina teilweise entfernt sind, damit der Blick in die ausgehöhlte Strobilusachse und die seitlichen Fraßräume frei wird. Befall von mindestens zwei Cydia-Raupen, die Blüte ist zerstört



Abb. 66

Von *Cydia araucariae*
befallener Strobilus
mit Kothaufen an der
Spitze (die Achse ist
völlig ausgehöhlt)

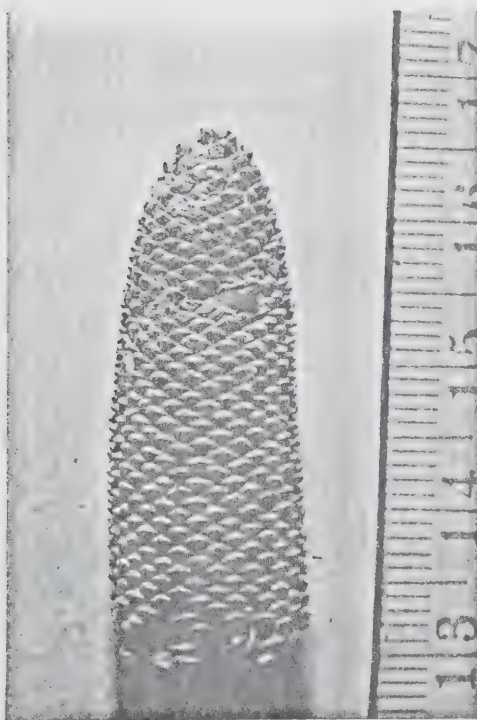


Abb. 67

Oberer Teil eines abge-
storbenen Strobilus mit
einer *Cydia*-Puppe, deren
Gespinst teilweise ge-
öffnet wurde

Abb. 68 Dauer der Puppen - Entwicklung

Häufigkeit

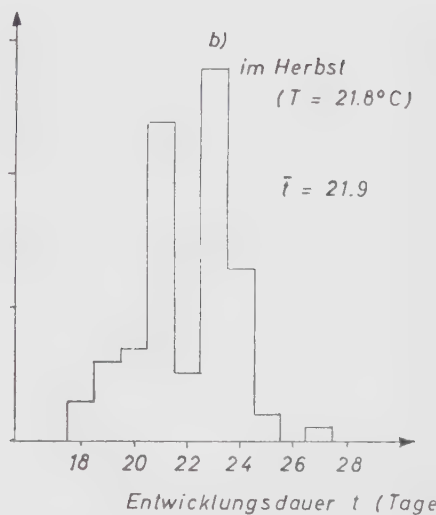
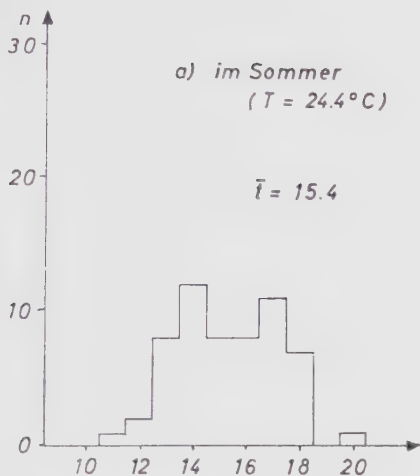


Abb. 69 Dauer der Ei - Entwicklung

Häufigkeit

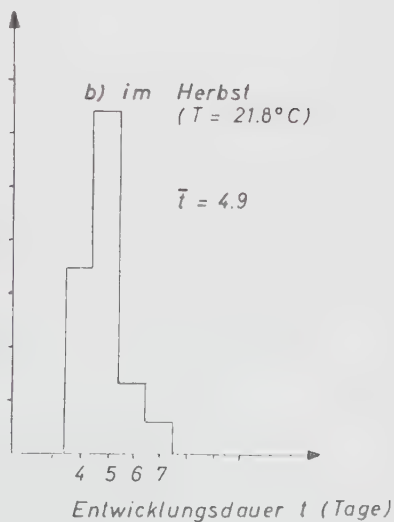
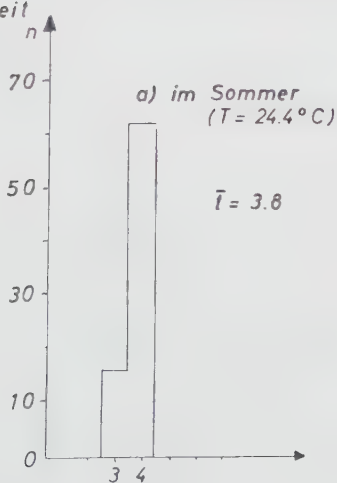
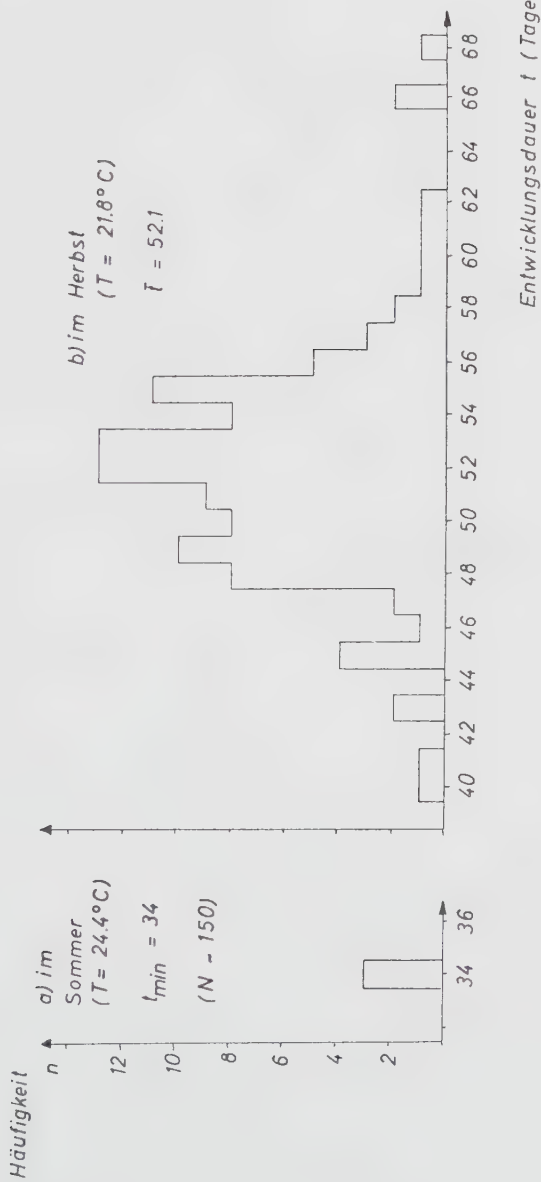


Abb. 70

Dauer der Gesamt-Entwicklung bei durchlaufender Zucht



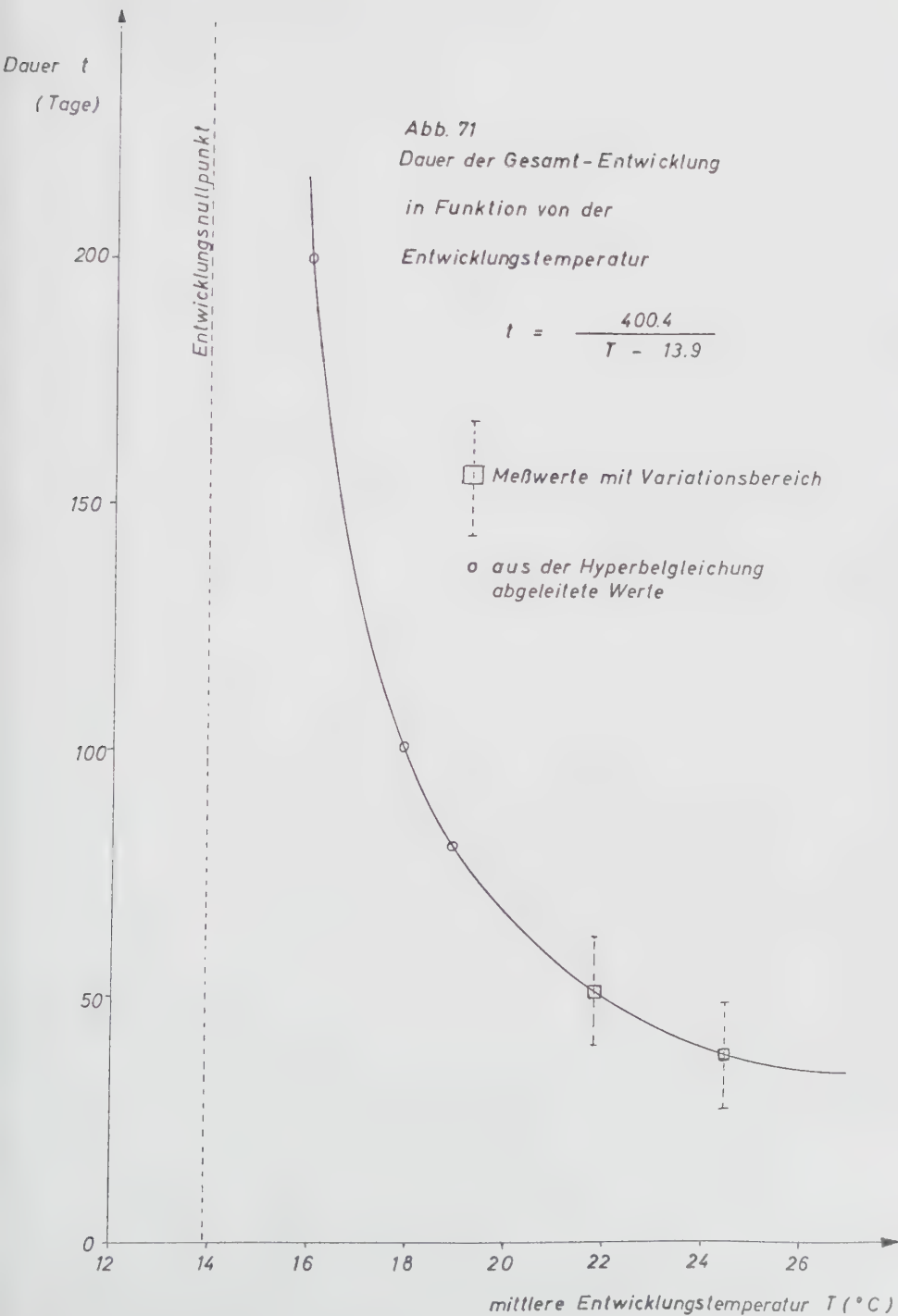


Abb. 72

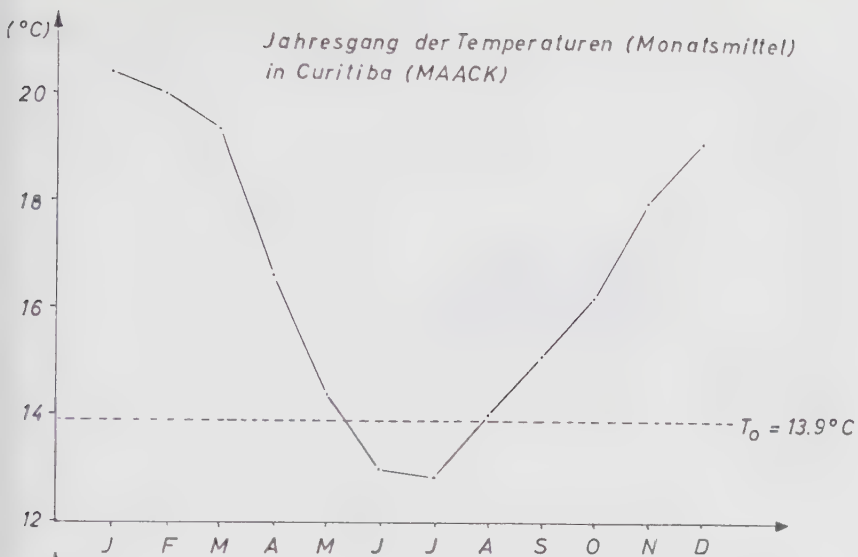


Abb. 73

Jahresgang der
Entwicklungsgeschwindigkeit
($v = \frac{1}{t}$) von *Cydia araucariae*
für Curitiba

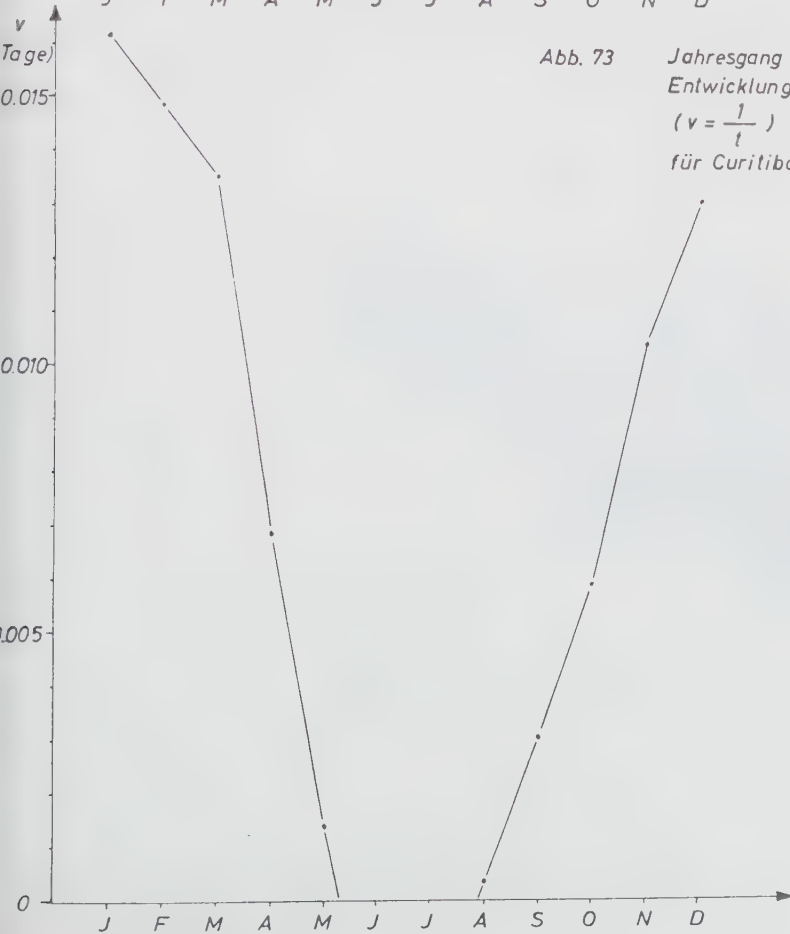




Abb. 74

Leskiella sp. aus Cydia araucariae



Abb. 75

Kokon einer Chalcidoidea im Gespinst von
Cydia araucariae



Abb. 76 und 77

Puppe von Taurorcus chabrilacii, versteckt
in den Samen der Araukarie

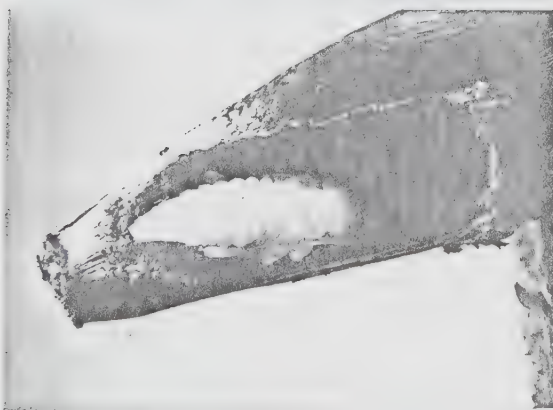




Abb. 78

Larve und Puppe eines Rüsselkäfers
(Sitophilus sp.)

Lebenslauf

Ich wurde am 2. 11. 1944 in Celle (Niedersachsen)
als Sohn des Bergrats Dietrich Hoffmann und seiner
Ehefrau Adelheid geboren.

1951 - 1955	Grundschule in Clausthal-Zellerfeld
1955 - 1964	Mathem.-naturw. Gymnasium (Robert-Koch-Schule) in Clausthal-Zellerfeld
1964 - 1966	Bundeswehr
1966 - 1971	Studium der Forstwissenschaften an der Albert-Ludwigs-Universität, Freiburg
1972 - 1974	Projektassistent im Rahmen der Universitätspartnerschaft Freiburg/ Curitiba an der Forstlichen Fakultät in Curitiba, Paraná (Brasilien)
1974 - 1975	Doktorand an der Forstlichen Fakultät der Albert-Ludwigs-Universität, Freiburg
1975 - 1977	Vorbereitungsdienst für den höheren Forstdienst bei der Niedersächsischen Landesforstverwaltung
Seit 1977	Wissenschaftlicher Angestellter bei der Niedersächsischen Forstlichen Versuchsanstalt, Abt. C - Forst- pflanzenzüchtung - Escherode

